Untersuchungen zur Cytologie des Wachstums in der Postembryonalen Entwicklung von *Lepisma Saccharina* L.

Mit 42 Abbildungen im Text

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften

der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

Vorgelegt von

Eva-Maria Schmidt, geb. Feucht

aus Öhringen/Hohenlohe

1959

6302

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Dezember 1958

Dekan: Prof. Dr. Heinrich Siedentopf

1. Berichterstatter: Dozent Dr. Helmut Risler

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Karl Gottlieb Grell

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 77. Abt. f. Anatomie. 1959.
Begründet von J. W. Spengel
Herausgegeben von M. Hartmann in Tübingen, E. Stresemann in Berlin
und A. Kaestner in München
VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser", Jena
Printed in Germany
Lizenznummer ZLN 5097

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen)

Untersuchungen zur Cytologie des Wachstums in der postembryonalen Entwicklung von *Lepisma saccharina* L.[1])

Von

Eva Maria Schmidt, geb. Feucht

Mit 42 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 358
II. Material und Technik 360
III. Ergebnisse 361
1. Epidermis 361
A. Histologie 361
B. Cytologie des Wachstums der Epidermis 363
a) Die Epidermis des 1., 2. und 3. Larvenstadiums und die differentiellen Zellteilungen 363
b) Die Schuppenbildung (3. Larvenhäutung) 365
c) Von der 3. Larvenhäutung bis zur Geschlechtsreife 367
d) Die Häutung adulter Tiere 368
e) Polyploidie und Schuppengröße 369
f) Zusammenfassender Überblick über das Wachstum und die Differenzierung der Epidermis 371
2. Darmtrakt 372
A. Der Bau des Darmes 372
a) Vorderdarm 372
b) Mitteldarm 373
c) Malpighigefäße und Enddarm 374
B. Cytologie des Darmtrakts 375
a) Vorderdarm 375

1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

b) Mitteldarm 377
c) Malpighigefäße und Enddarm 379
C. Zusammenfassender Überblick über die Art des Wachstums der Darmepithelien 383
3. Das Tracheensystem 383
4. Die Labialdrüsen 384
5. Mesodermale Gewebe 385
A. Muskulatur 385
B. Fettkörper 386
C. Gonaden 390
a) Weibliche Gonaden 391
b) Männliche Gonaden 393
α) Das Follikelepithel 393
β) Die Spermatogenese 394
IV. Diskussion der Ergebnisse 396
Das Gewebewachstum 396
Cytologie der Schuppenbildung 399
Das Verhalten der Kerne in den Häutungsperioden 401
Kernverschmelzung und Amitose 402
Feulgen-positive Einschlüsse im Plasma 403
Polyploide Spermatogonien 404
Die Chromosomenzahl 404
V. Zusammenfassung 405
VI. Literatur 406

I. Einleitung

Im Verlauf der letzten Jahrzehnte hat die Frage der somatischen Polyploidie zunehmend Interesse erweckt. War man früher der Auffassung gewesen, daß alle somatischen Zellen diploid, und daß gelegentlich beschriebene Abweichungen Sonderfälle seien, erkannte man, daß sie bei Tieren wie bei Pflanzen in vielen Fällen eine reguläre Erscheinung ist. Wiederholt befaßten sich cytologische Untersuchungen, im Tierreich vor allem bei Insekten, mit der Frage nach ihrem Auftreten und der Rolle, die sie in Wachstum und Differenzierung der Gewebe spielt. Es zeigte sich, daß bestimmte Gewebe nicht, oder nicht nur durch Vermehrung der Zellen wachsen, sondern daß statt dessen auch die Zellkerne selbst durch eine wiederholte Verdopplung ihres Chromosomensatzes wachsen können.

Die bisherigen Untersuchungen über die Art des Gewebewachstums im Lauf der Ontogenese lassen, hinsichtlich des Verhaltens der Kerne, drei Möglichkeiten erkennen. Die wohl ursprüngliche Art des Wachstums erfolgt durch rein mitotische Kernvermehrung. Entweder sind hierbei alle Zellen teilungsfähig, wie es im embryonalen Gewebe allgemein der Fall ist, oder aber es dienen nur einzelne Kerne des Zellverbands der Vermehrung, wie etwa die Regenerationszellen im Mitteldarm der Insekten. Bei der zweiten Art des Gewebewachstums treten an die Stelle der Mitosen Endomitosen (Geitler 1938); d. h. die Kerne bereiten in der normalen Weise eine Teilung vor, die Spindelbildung unterbleibt aber und nur die Chromosomen teilen sich. Dies hat eine

Verdopplung des Chromosomensatzes zur Folge. GEITLER (1954) bezeichnet dieses Kernwachstum als endomitotische Polyploidisierung, abgekürzt „e.P.". Diese Abkürzung wird auch in der folgenden Beschreibung verwandt. Auf diese Weise können die Kerne sehr hohe Polyploidiegrade erreichen; bekannt sind die Speicheldrüsenkerne zahlreicher Insekten, besonders bei den Dipteren, wo Polyploidie infolge der somatischen Paarung in Form der Polytänie auftritt (BAUER 1938). Die Kombination dieser beiden Wachstumsarten ergibt eine dritte Möglichkeit: Polyploidisierte Kerne teilen sich wieder, d. h. die Gewebe wachsen fakultativ endomitotisch (RISLER 1954). Diese Fähigkeit bleibt aber auf niederpolyploide, bis etwa 64-ploide Kerne beschränkt. Soweit bisher bekannt ist, tritt das fakultativ endomitotische ebenso wie das rein endomitotische Wachstum nur in Geweben auf, die bereits histologisch ausdifferenziert sind (RISLER 1954). Sehr häufig kommen innerhalb eines Gewebes diese Wachstumsarten in zeitlicher Aufeinanderfolge vor, oder es verhalten sich einzelne Kerne oder Kerngruppen von besonderer Differenzierung anders als das übrige Gewebe, so etwa die trichogenen Zellen der Epidermis.

Das Vorkommen der e.P. wurde bisher bei mehreren Ordnungen der pterygoten Insekten, bei Odonaten, Orthopteren, Schaben, Heteropteren, Hymenopteren, Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren festgestellt und beschrieben (s. GEITLER 1953). Die einzigen Angaben, die über Apterygoten vorliegen, machte HEITZ (1951). Er beschrieb Großkerne bei Collembolen, ohne aber auf eine genaue histologische Lokalisierung Wert zu legen. Die Untersuchungen von KUNZE (1956), über die intraindividuale Polyploidie bei Machiliden ind Lepismatiden befassen sich in erster Linie mit den Schuppen und enthalten auch einige Angaben über die Polyploidiegrade der Gewebe. Die Erscheinung wurde aber nicht im Rahmen der Entwicklung gesehen.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag liefern zur Erweiterung der Kenntnisse über die Bedeutung der e.P. bei Insekten und über die Art des Wachstums der einzelnen Gewebe im Laufe der Entwicklung. Die Wahl von *Lepsima saccharina* L. hatte ihren Grund darin, daß die Thysanuren unter den Apterygoten den Pterygoten am nächsten stehen und daher als erste Gruppe einer eingehenden Untersuchung unterzogen werden sollten. Die Cytologie und Histologie dieser Gruppe ist noch kaum beschrieben. Außerdem sind die Fragen des Zusammenhangs zwischen dem Wachstum und den Häutungen bei Tieren, die sich auch als Imagines noch weiter häuten, von Interesse. Es liegt daher nahe, bei *Lepisma s.* die Art der Differenzierung und das Verhalten der Schuppenbildungskerne zu verfolgen und mit den bekannten Verhältnissen bei den Lepidopteren, die vor allem von HENKE und seinen Mitarbeitern untersucht worden sind, zu vergleichen. Die Untersuchungen stehen damit im Rahmen einer Reihe von Arbeiten über die ontogenetische Bedeutung der somatischen Polyploidie bei Insekten, die von Dozent Dr. H. RISLER und seinen Mitarbeitern durchgeführt werden.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Dozent Dr. H. RISLER für die Überlassung des Themas, für die Förderung der Arbeit und die fachlichen Anregungen herzlich danken.

II. Material und Technik

Als Ausgangsmaterial für die Zucht von *Lepisma* diente eine Anzahl von Tieren aller Altersstadien, die von Dr. E. Laibach von der Abteilung für Textilzoologie der Bayerwerke Leverkusen in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurden. Auf Grund der Angaben über Zuchtbedingungen bei Laibach (1952) wurden mehrere Tiere zusammen in Zuchtgläsern in einem Thermostaten gehalten. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug 90 bis 95 % bei einer Temperatur von 27 bis 28° C. Als Nahrung dienten Haferflocken, Zucker und ein Dauerhefepräparat.

Um der natürlichen Neigung der Tiere, die Eier in Ritzen abzulegen, entgegenzukommen, erwiesen sich kleine Schaumgummistückchen, die in die Zuchtgläser gelegt wurden, für die Eiablage als besonders vorteilhaft. Etwa alle vierzehn Tage wurden diese erneuert, wobei sich die abgelegten Eier fast ausschließlich in den Poren der Schwämmchen befanden. Auf diese Weise wurde eine mühelose Isolierung der schlüpfenden Larven ermöglicht.

Die Embryonalentwicklung beträgt unter den angewandten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen 25 bis 30 Tage. Die frischgeschlüpfte Eilarve trägt noch einen Eizahn, der bei der ersten Larvenhäutung, die durchschnittlich am zweiten Tag stattfindet, mit der Eicuticula abgestoßen wird. Zwischen der ersten und zweiten Larvenhäutung beträgt das Intervall fünf bis sieben Tage, zwischen der zweiten und dritten Häutung zehn bis fünfzehn Tage. Von der dritten Larvenhäutung an, d. h. ab dem vierten Larvenstadium, sind am ganzen Körper Schuppen ausgebildet, und die Tiere gleichen von nun an immer mehr den Imagines. Während der folgenden Larvenstadien schwanken die Häutungsintervalle noch zwischen zwanzig und dreißig Tagen; sie regulieren sich aber bald auf eine Dauer von dreißig bis fünfzig Tagen ein, die das ganze Leben hindurch, auch bei allen postimaginalen Häutungen, gleichbleibt. Die große Streuung der Intervalle hängt vermutlich vom Zustand des Schuppenkleides ab, da eine Häutung, die jeweils mit einer vollständigen Regeneration der Körperanhänge verbunden ist, um so schneller erfolgt, je größer der Verlust der Schuppen eines Tieres ist (s. Sahrhage 1953). Für eine genaue Bestimmung der Larvenstadien wurden aus einer Anzahl gleich alter Tiere frischgehäutete isoliert, die an ihrer dunklen Färbung leicht zu erkennen sind.

Die Untersuchungen wurden größtenteils an Schnittpräparaten durchgeführt. Für die Bestimmung der Chromosomenzahl wurden Hoden herauspräpariert und Quetschpräparate mit Carminessigsäure hergestellt. Die Verhältnisse der Schuppen wurden teils an Klatschpräparaten untersucht, teils wurden die Tergite und Sternite vorsichtig abpräpariert. Die Fixierung erfolgte in den Gemischen nach Bouin, Bouin-Allen, Zenker, Champy und Carnoy, wobei letzteres nach einstündiger Einwirkung bei 60° C die besten Ergebnisse zeigte. Die Anfertigung der Paraffinschnitte erfolgte nach der Methode von Peterfi (sämtliche Angaben über Fixierungs-Färbemethoden s. Romeis 1948). Von Tieren aller Altersstadien wurden fünf bis sieben μ dicke Querschnitte, vor allem aber Sagittal- und Frontalschnitte angefertigt. Die Entparaffinierung geschah nach der üblichen Methode über Xylol — Alkohol. Durch Eintauchen der Objektträger in 0,1 %ige Celloidinlösung wurde das Abschwimmen der Schnitte verhindert. Als Färbungen erwiesen sich für die Untersuchung der Cuticula die Azan- und Trichromfärbung als günstig. Ein gutes Bild der Kernverhältnisse ergaben die Färbungen mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und Hämatoxylin nach Delafield mit Chromotrop oder Eosin als Gegenfärbung. Vor allem aber wurde die Feulgensche Nuklealreaktion angewandt mit einer Hydrolyse von fünf Minuten bei 60° C, Gegenfärbung mit Naphtolgrün B, die im Gegensatz zu den Befunden von Kunze (1956) sehr gute Ergebnisse erbrachten.

Die Methoden zur Größenbestimmung der Kerne entsprechen denen, die von Risler bei den Untersuchungen über die Kernverhältnisse bei *Ptychopoda seriata* (1950) und *Apis mellifica* (1954) angewandt und auf ihre Brauchbarkeit hin untersucht worden sind. Bei Mitosen wurden die Kernspindelvolumina als Doppelkegel aus dem Polabstand und dem Durchmesser der Äquatorialplatten berechnet und so der Polyploidiegrad bestimmt. Da ein Kernwachstum auch ohne Vervielfachung der Chromosomensubstanz, z. B. durch Kernsaftvermehrung (Geitler 1941) erfolgen kann, und dabei auch die Spindelvolumina sich ändern (Risler 1954), wurden jeweils nur die Kerne gleicher Gewebe und gleicher Funktion untereinander verglichen; nur so sind die angewandten Methoden als zuverlässig anzusehen. In den Fällen, in denen eine Zählung der Chromosomen in den Metaphaseplatten möglich war, wurden die Ergebnisse zur Bestimmung des Polyploidiegrades mit verwandt. Da aber die Chromosomenzahl bei *Lepisma* verhältnismäßig hoch ist und die Chromosomen leicht verklumpen, ist diese Methode mit großen Schwierigkeiten verbunden.

Bei Geweben ohne Mitosentätigkeit wurden, bei regelmäßig geformten Kernen, die Kernvolumina als Rotationsellipsoide berechnet, wobei die Größe der dritten Achse durch eine Kombination der Zahlenwerte auf Sagittal- und Frontalschnitten ermittelt wurde. Da sich die Chromo-

somen in den Ruhekernen nicht vollkommen entspiralisieren, liefert ein überschlägiger Vergleich der Chromozentrenzahl brauchbare Hinweise.

Die Messungen wurden teils mit Hilfe eines eingelegten Okularmikrometers ausgeführt und die entsprechende μ-Zahl berechnet, teils wurden die betreffenden Kerne mit dem Zeichenspiegel herausgezeichnet und ausgemessen. Zum Vergleich der Schuppengrößen wurden die Schuppen ebenfalls erst gezeichnet und dann mit einem Planimeter die Fläche bestimmt.

III. Ergebnisse

1. Epidermis

A) Histologie

Die Epidermis von *Lepisma* ist in den Häutungsintervallen ein sehr niedriges Epithel, ohne sichtbare Zellgrenzen, mit flachen, oft unregelmäßig geformten Kernen. Zwischen den eigentlichen Epidermiskernen liegen vom dritten Larvenstadium an in unregelmäßigen Abständen Schuppenbildungsgruppen mit drei verschieden differenzierten Kernen. Vor jeder Häutung treten sie besonders deutlich hervor; auf ihre Bedeutung und Entstehung soll unten näher eingegangen werden (Abb. 1). Da in den Intersegmentalhäuten, die die einzelnen, dachziegelartig überstehenden Segmente miteinander verbinden, keine Schuppenbildungsgruppen vorhanden sind, ist hier das Epithel kernarm und kaum differenziert. Vor jeder Häutung wird die Epidermis höher, die eigentlichen Epidermiskerne strecken sich, werden stelzenförmig und scheiden, da Häutungsdrüsen fehlen, die Exuvialflüssigkeit ab.

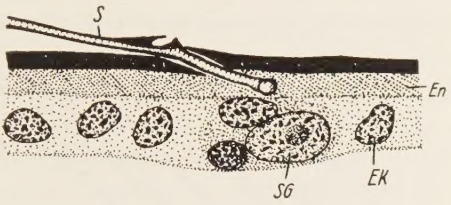

Abb. 1. Epidermis längs, halbschematisch. EK Epidermiskern, En Endocuticula, S Schuppe, SG Schuppenbildungsgruppe.

Die Cuticula ist in den jungen Larvenstadien sehr dünn. Auch bei älteren Tieren ist sie, im Gegensatz zu den Befunden von Pohl (1958), wenig sklerotisiert, wobei Exo- und Endocuticula etwa gleich stark ausgebildet sind. Die Intersegmentalhäute sind nur von einer dünnen Cuticulaschicht überzogen. Den Hauptschutz gegen die Verdunstung bilden die Schuppen. Hieraus erklärt sich die hohe Empfindlichkeit unbeschuppter Larven gegen stärkere Bestrahlung und geringe Feuchtigkeitsschwankungen. Ebenso reagieren ältere, kurz vor der Häutung stehende Tiere, die bereits zahlreiche Schuppen verloren haben.

Von der dritten Larvenhäutung an, die in einem Alter von fünfzehn bis zwanzig Tagen erfolgt, ist der ganze Körper mit einem gleichmäßigen Schuppenkleid bedeckt, das nur von einzelnen Haaren und Borsten in artspezifischer Anordnung unterbrochen wird (Escherich 1905). Die Schuppen selbst sind bräunlich gefärbt. Frisch gehäutete Tiere haben bei der angewandten Ernährung ein anthrazitartig-mattglänzendes Aussehen, was wohl auf eine besondere Lichtreflexion zurückzuführen ist. Pigmente konnten weder in den Schuppen noch in der Epidermis festgestellt werden. Im Verlauf eines Häutungsintervalls werden die Tiere durch den Verlust von Schuppen hell-silberglänzend. Unmittelbar vor jeder Häutung zieht ein heller Streifen

vom Hinterkopf über den Thorax; es ist die präformierte Häutungsnaht, an der die alte Cuticula aufreißt. Durch künstliches Entfernen der Schuppen mit einem feinen Haarpinsel lassen sich in gewissen Grenzen Häutungen induzieren (s. SAHRHAGE 1952). Dies war für die Untersuchungen des Verhaltens der Kerne bei der Schuppenbildung von großer Wichtigkeit.

In ihrer äußeren Form haben die Schuppen Ähnlichkeit mit den Sinusschuppen der Lepidopteren, da die Ansatzstelle des Stiels tief eingebuchtet ist. Die Schuppe selbst stellt eine sehr dünne Cuticularlamelle dar, die durch Skleritleisten, die in der Längsrichtung verlaufen, gestützt wird. Vor allem bei kleineren Schuppen laufen die inneren Leisten manchmal in der Mittellinie zusammen; die übrigen sind annähernd parallel angeordnet. Ihre Abstände sind innerhalb einer Schuppe etwa gleich, sie variieren aber bei den verschiedenen Schuppengrößen sehr stark. Viel schwächer sklerotisierte, faltenartige Leisten laufen außerdem strahlenförmig von der Schuppenansatzstelle aus zu den Rändern (Abb. 2a).

Die bei der ersten Schuppenhäutung, d. h. der dritten Larvenhäutung entstehenden Schuppen sind fast ausnahmslos rund bis eiförmig. In den späteren Häutungsstadien differenzieren sich sehr verschiedene Schuppengrößen und -formen heraus und Übergänge von ovalen bis trapezförmigem Schuppen kommen vor (Abb. 2b). Da bei erwachsenen Lepismen alle Schuppengrößen auftreten und auch die For-

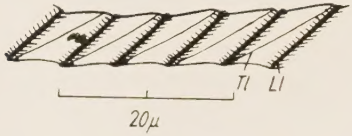

Abb. 2a.

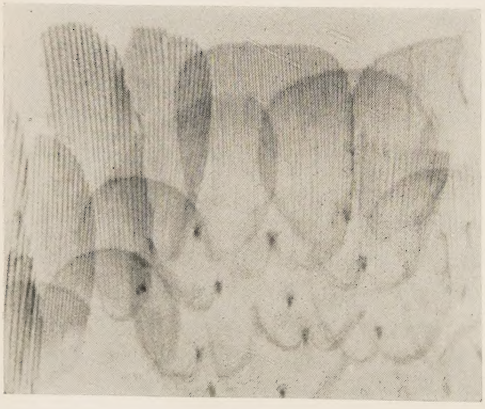

Abb. 2c.

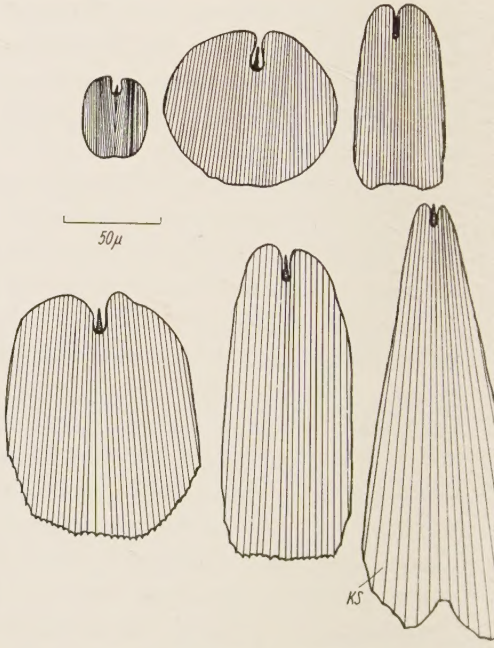

Abb. 2b.

Abb. 2. a) Schuppe Aufsicht Ll Längsleisten, Tl Transversalleisten; b) Schuppenformen eines adulten Tieres. KS Kopfschuppe; c) Cuticula eines Tergits mit Schuppen.

men fließend ineinander übergehen, wurde keine Einteilung in Formtypen vorgenommen (s. S. 401). Die Schuppen sind am ganzen Körper dachziegelartig in etwa gleichen Abständen angeordnet, wobei die kleineren stets unter den größeren liegen (Abb. 2c). Die Dichte der größeren Schuppen ist am cranialen Teil eines Segments geringer als am caudalen. Die Intersegmentalhäute selbst sind nicht beschuppt. Sie werden dadurch geschützt, daß die großen Schuppen des caudalen Segmentbereiches noch den vorderen Abschnitt des folgenden Segments überdecken. Die Kopfschuppen sind stets nach vorne gerichtet. Sie sind die längsten und schmalsten Schuppen des ganzen Körpers und sind am distalen Rand in der Regel eingebuchtet. Die Schuppenwurzeln sind mit einer kleinen Anschwellung des Stiels im endocuticularen Teil des Schuppenbalgs (Abb. 1) verankert.

B) Cytologie des Wachstums der Epidermis.

a) *Die Epidemis des ersten, zweiten und dritten Larvenstadiums und die differentiellen Kernteilungen*

Die Epidermis frisch geschlüpfter Eilarven unterscheidet sich wesentlich von der älterer Tiere. Die noch unbeschuppte Cuticula, die am Kopf den typischen Eizahn trägt, ist kaum sklerotisiert. Die Kerne sind klein und kugelförmig und nur selten liegt zwischen ihnen eine Kerngruppe mit einem größeren Kern, bei der es sich vermutlich um eine Borstenbildungsgruppe handelt (Abb. 3a). Unmittelbar nach dem Schlüpfen der Eilarve macht sich ein geringes Größenwachstum der Kerne bemerkbar, wobei die Dichte des Chromatins abnimmt. Die wenigen, in diesem Stadium vorkommenden Mitosen sind diploid mit parallel zur Oberfläche stehender Spindelachse.

Bei der Vorbereitung zur ersten Häutung, die nach zwei bis drei Tagen erfolgt, verhalten sich die Kerne verschieden. Einige strecken sich, d. h. ihre Längsachse steht senkrecht zur Oberfläche, und sie nehmen die typische Gestalt normaler Epidermiskerne während einer Häutung an. Dazwischen aber bleiben runde Kerne liegen, die sich offensichtlich nicht an dem Häutungsvorgang beteiligen (Abb. 3b). Nach dem Abstreifen der Exuvie werden wieder alle Kerne gleichmäßig kugelförmig.

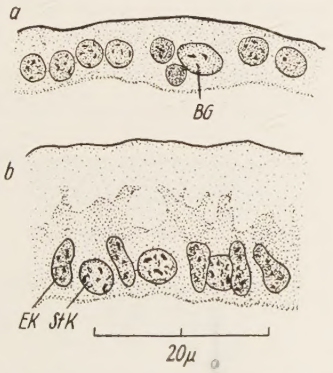

Abb. 3. Epidermis einer Eilarve längs: a) Ruhezustand b) kurz vor der Häutung. BG Borstenbildungsgruppe, EK Epidermiskern StK Schuppenstammkern.

Von der zweiten Larvenhäutung an treten immer häufiger Mitosen in der Epidermis auf. Vereinzelt liegen ihre Spindelachsen noch parallel zur Oberfläche, meistens aber stehen sie in einem Winkel von 40 bis 60 Grad dazu, wobei sich die Richtung der Winkelöffnung ändern kann (Abb. 4). Während im ersten Fall Teilungen normaler Epidermiskerne ablaufen, handelt es sich bei den Mitosen mit schräg stehenden Spindeln um differentielle Kernteilungen (im folgenden abgekürzt

„D.T."), die zur Entstehung der Schuppenbildungsgruppen führen. Die Ausgangskerne sind die kugelförmigen Kerne, die sich in der Eilarve von den eigentlichen Epidermiskernen durch ihr Verhalten bei der Häutung unterscheiden. Vermutlich sind sie schon im Embryo entstanden.

Bei einem ersten differentiellen Teilungsschritt entstehen zwei Kerne, die sich verschieden verhalten. Der distale, mehr an der Oberfläche gelegene Kern nimmt an Volumen zu, die Chromosomen entspiralisieren sich weitgehend und nach einiger Zeit treten deutlich erkennbare Endomitosen auf (Abb. 5). In der frühen Endoprophase ist noch ein Nukleolus vorhanden, er verschwindet nur kurze Zeit in der späten Pro- und frühen Metaphase. Die Kernmembran bleibt stets deutlich erhalten. Während der Ana- und Telophase entspiralisieren sich die Chromosomen wieder und gehen in die Ruhekernstruktur über. Die Chromozentren sind hier, im Gegensatz zu fast allen übrigen somatischen Kernen kaum ausgeprägt. Der Nukleolus dieser, bei der ersteren D.T. entstehenden Kerne wird auffallend groß und ist ein untrügliches Merkmal der Schuppenbildungskerne.

Während der distale Kern schon Endomitosen durchmacht, teilt sich der proximale Kern wieder mit einer ebenfalls schräg stehenden Spindelachse. Auch die Kerne, die aus dieser zweiten D.T. hervorgehen, verhalten sich verschieden. Die Chromosomen des höher gelegenen lockern sich auf, so daß er sich bald nicht mehr von den normalen Epidermiskernen unterscheidet. Er legt sich jedoch eng an den Schuppenbildungskern und beteiligt sich später bei der Schuppenbildung als Balgbildungskern. Sein Schwesterkern bleibt klein und erscheint sehr chromatinreich. Obwohl er in seinem Aussehen den in der Literatur abgebildeten, meist pyknotischen Kernen, die bei der ersten D.T. verschiedener Haar- und Borstenbildungsgruppen entstehen, z. B. bei *Corixa punctata* (LIPP 1953), ähnelt, wird er nie pyknotisch, d. h. er degeneriert nicht. Vielmehr bleibt er in diesem Zustand als Schuppenstammkern erhalten und kann sich nach einiger Zeit erneut teilen. In zwei aufeinanderfolgenden Mitosen entsteht dann wiederum eine Schuppenbildungsgruppe, die aus drei Kernen besteht (Abb. 6).

Fertige Schuppenbildungsgruppen liegen schon in der zweiten Hälfte des zweiten Larvenstadiums in der Epidermis. Sie bilden aber ihre Schuppen erst während der

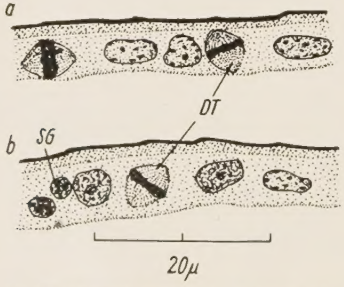

Abb. 4. Epidermis im 2. Larvenstadium. DT differentielle Kernteilung SG Schuppenbildungsgruppe.

Abb. 5. Endomitosestadien: a) Prophase, b) frühe Metaphase, c) Metaphase, d) Anaphase, e) Ruhekern.

dritten Larvenhäutung. Außer in den Schuppenbildungskernen treten zu demselben Zeitpunkt auch in den eigentlichen Epidermiskernen, allerdings nicht regelmäßig, Endomitosen auf, die ebenfalls in der oben skizzierten Weise verlaufen.

Die im Alter von sieben bis zehn Tagen stattfindende zweite Larvenhäutung verläuft analog der Eilarvenhäutung. Im Anschluß daran erreicht die Mitosenhäufigkeit das Maximum. Neben D.T. und diploiden Epidermiskernmitosen kommen auch

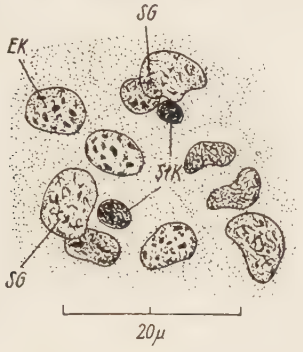

Abb. 6. Epidermis im 2. Larvenstadium, Aufsicht. EK Epidermiskern, SG Schuppenbildungsgruppe, StK Schuppenstammkern.

Abb. 7. Epidermis im 3. Larvenstadium, Aufsicht. degM degenerierende Epidermiskernmitose, pM polyploide Mitose.

tetraploide, normal verlaufende Teilungen von Epidermiskernen vor. Immer häufiger aber werden gestörte, tetraploide Mitosen, deren Spindelapparat fehlt oder unvollständig ausgebildet ist. Die Chromosomen ballen sich in der Äquatorialplatte zusammen und wandern einzeln oder in Gruppen in das umgebende Plasma. Sie gehen dort nach einiger Zeit zugrunde (Abb. 7). Möglicherweise treten an ihre Stelle Schuppenbildungsgruppen.

b) *Die Schuppenbildung* (dritte Larvenhäutung)

Unmittelbar vor der dritten Larvenhäutung wird die Mitosentätigkeit nahezu eingestellt. Während die eigentlichen Epithelkerne sich, in dem Maß wie das Epithel höher wird, wieder strecken, treten Schuppen- und Balgbildungskern, von einem dichten Plasmahof umgeben, zu einer Einheit zusammen. Die Plasmabezirke der beiden Bildungskerne sind gegeneinander nicht deutlich abgegrenzt. Der Schuppenstammkern liegt der Basalmembran auf. Der Nukleolus des Schuppenbildungskerns wird flach-ellipsoid, der Kern selbst wölbt sich gegen die Oberfläche vor und die Zelle treibt einen plasmatischen Fortsatz in den inzwischen entstandenen Exuvialraum vor. Während dieses Vorgangs legt sich der Balgbildungskern halbringförmig um diese Plasmavorstülpung (Abb. 8). Im Verlauf des Häutungsvorgangs wachsen die Schuppen zu ihrer vollen Größe aus und nach dem Abstreifen der Exuvie ist auch die Sklerotisierung der Verstärkungsleisten und des Balgs abgeschlossen.

Die dritte Larvenhäutung bringt schon äußerlich durch die Schuppenbildung eine wesentliche Veränderung in das Larvenleben von *Lepisma*. Von nun an ent-

wickeln sich die Larven mit jeder neuen Häutung imaginipetal weiter. Auch in anderen Organen finden im dritten Larvenstadium innere Umwandlungen statt, so daß man die ersten drei Larvenstadien als eine verlängerte Embryonalzeit auffassen kann.

Der Vorgang der Schuppenbildung ist bei allen nachfolgenden Häutungen grundsätzlich gleich. Bei älteren Tieren treten noch gelegentlich zwei Balgbildungskerne auf (Abb. 9). Da sie nur zusammen mit großen Schuppenbildungskernen vorkommen, handelt es sich hier wohl um die Balgbildung besonders großer Schuppen. Ist die Schuppe in ihrer Größe vollkommen ausgebildet, so schwindet die plasma-

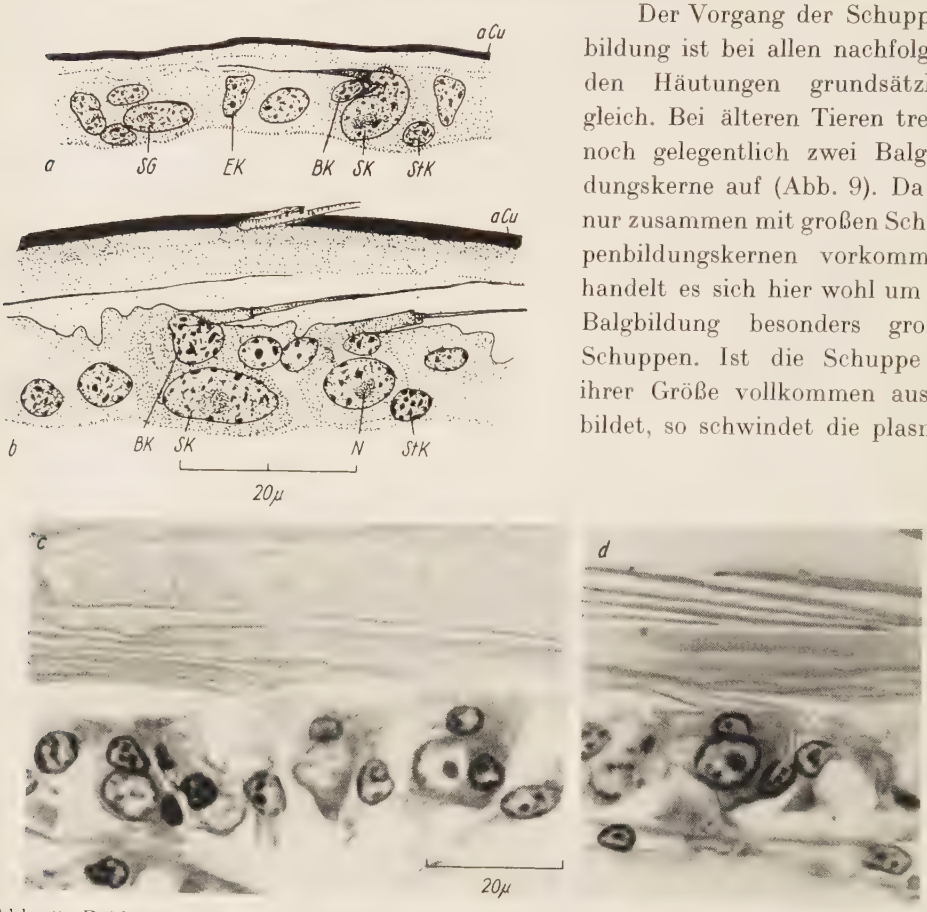

Abb. 8. Epidermis während der Schuppenbildung, längs: a) 3. Larvenhäutung, b) spätere Larvenhäutung, aCu alte Cuticula, BK Balgbildungskern, EK Epidermiskern, N Nukleolus, SK Schuppenbildungskern, StK Schuppenstammkern, c), d) adult.

Abb. 9. Epidermis eines erwachsenen Tieres während der Schuppenbildung, Aufsicht.

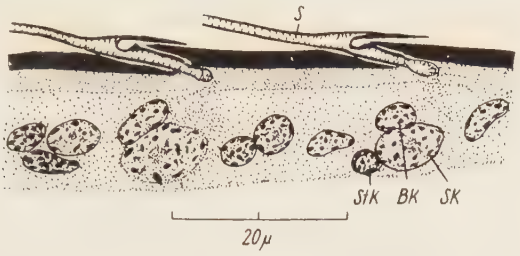

Abb. 10. Epidermis kurz nach einer Häutung.

tische Verbindung zwischen Stiel und Bildungsgruppe (Abb. 10). Die fertige Schuppe ist nur noch in der Cuticula verankert.

c) *Von der dritten Larvenhäutung bis zur Geschlechtsreife*

Da bei allen Häutungen von der dritten Larvenhäutung an die Schuppen neu gebildet werden, und da sie außerdem im Lauf der Ontogenese an Zahl und Größe zunehmen, ist das Verhalten der Kerne in den Häutungsintervallen von besonderem Interesse. Noch während der Häutung, vor allem aber unmittelbar danach, treten neben normalen Epidermiskernmitosen D.T. auf. Die auffallende Häufung dieser Mitosen bei der fünften, sechsten und siebenten Larvenhäutung steht offensichtlich in engstem Zusammenhang mit einem besonders intensiven Wachstum im jeweiligen Stadium. Dies zeigt ein Vergleich mit den Wachstumswerten, die LAIBACH 1952 mitteilte. Neben den D.T. und den eigentlichen diploiden und tetraploiden Epidermiskernmitosen kommen stets anormale polyploide Teilungen vor, die zu pyknotischen Chromosomengruppen führen. Kurze Zeit nach dem Abstreifen der alten Cuticula nimmt das Epithel an Höhe ab. Die eigentlichen Epidermiskerne breiten sich flach aus und werden unregelmäßig in ihren Umrissen. Während sich die Balgbildungskerne und die kleineren der Schuppenbildungskerne ebenso verhalten, gehen die höher polyploiden in einen diffusen Zustand über. Die Kerne erscheinen nur noch als große, Feulgen-positive Höfe mit deutlich sichtbarem Nukleolusbereich. Kernmembranen sind kaum wahrzunehmen. Die Abbildungen 11a und 11b zeigen zum Vergleich die Aufsicht auf eine Epidermis unmittelbar nach einer Häutung und die Kernverhältnisse während eines Häutungsintervalls. Aber auch außerhalb der Schuppenbildungskerne sind Feulgen-positive Einschlüsse im Plasma vorhanden, vor allem kurz nach der Häutung. Möglicherweise handelt es sich hierbei jedoch um Reste degenerierender Epidermiskerne.

Eine herannahende Häutung übt längere Zeit vorher ihren Einfluß auf die Kerne aus. Während das Epithel höher wird, konzentriert sich das Chromatin erneut zu Schuppenbildungskernen; d. h. diese Kerne treten in ihrer normalen ellipsoiden Form wieder in Erscheinung mit kleinen Chromozentren und einem deutlichen Nukleolus. Auch die übrigen Kerne kugeln sich ab und wandern in ihre typische Lage. Von diesem Zeitpunkt an bis nach der Häutung, d. h. solange die Kerne abgerundet sind,

Abb. 11. Epidermis einer älteren Larve, Aufsicht: a) unmittelbar nach einer Häutung, b) während eines Häutungsintervalls. pM polyploide Mitose.

treten in einem Teil der Epidermiskerne und vor allem in zahlreichen Schuppenbildungskernen Endomitosen auf. Während sich die Epidermiskerne bei der Häutung strecken, vereinigen sich Schuppen- und Balgbildungskern, zusammen mit dem embryonalen Kern, zu einer Schuppenbildungsgruppe. Aus diesem Verhalten geht hervor, daß dieselben Schuppenbildungsgruppen zumindest öfters, wenn nicht das ganze Leben hindurch funktionsfähig sind.

d) *Die Häutung adulter Tiere*

Während bei jungen Tieren bis zur Geschlechtsreife eine Größenzunahme in der Regel von Häutung zu Häutung in Erscheinung tritt (s. LAIBACH 1952), wachsen die *Lepismen* in den postimaginalen Stadien sehr viel langsamer. Obwohl sie sich in dreißig- bis fünfzigtägigen Abständen weiter häuten, setzt das Wachstum oft längere Zeit aus. Hieraus erklärt sich, daß bei adulten Tieren in den Häutungsstadien nur vereinzelte D.T. und Epidermiskernmitosen zu finden sind. Im übrigen verhalten sich die Kerne ebenso wie in den jungen Stadien, d. h. während der Häutung sind sie abgekugelt und in zahlreichen Schuppenbildungskernen treten Endomitosen auf, die bis zu 32-ploiden Kernen führen können. Hinsichtlich des Verhaltens der Kerne läßt sich so deutlich ein „Funktionszustand", in dem typische Kernformen auftreten, die Kerne Mitosen bzw. Endomitosen durchlaufen und in dem die Schuppenbildung und die Häutung stattfindet, von einem Ruhezustand mit flach ausgebreiteten Kernen unterscheiden.

Um diese Veränderungen genauer untersuchen zu können, wurden durch künstliches Entfernen der Schuppen mit einem feinen Haarpinsel Häutungen induziert (s. SAHRHAGE 1953). Es zeigte sich dabei, daß sich die Tiere normal häuten, allerdings

ohne zu wachsen. Diese postimaginalen Häutungen, bei denen keine Größenzunahme der Tiere erfolgt, zeigen deutlich, daß kein ursächlicher Zusammenhang besteht zwischen Wachstum und Häutung. Es scheint vielmehr der Verlust der Schuppen- und Körperanhänge (Przibram 1907), einen wesentlichen Einfluß auf die Steuerung der Häutungsvorgänge zu haben, da sie bei jeder Häutung im allgemeinen vollständig regeneriert werden.

e) *Polyploidie und Schuppengröße*

Im Gegensatz zu den eigentlichen Epidermiskernen und den Balgbildungskernen, die beide in der Regel nicht höher als tetraploid werden, können die Schuppenbildungskerne (s. oben) durch e.P. ihr Volumen vervielfachen. Auf Grund der bisherigen Untersuchungen an Schmetterlingen usw. (vor allem Henke und Mertz 1941) lag die Vermutung nahe, daß auch bei *Lepsima* eine positive Korrelation zwischen Schuppengröße und Polyploidiegrad der Bildungskerne besteht. Die Größenbestimmung der Balgbildungskerne jedoch gelingt infolge ihrer Form nur in den wenigsten Gällen einwandfrei. Die Bälge selbst weisen, abgesehen von denen der extrem kleinen Schuppen, bei allen anderen Schuppenvarianten kaum Größenunterschiede auf.

Um die Kerngrößenklassen der Schuppenbildungskerne feststellen und miteinander vergleichen zu können, wurden die Kernvolumina berechnet, wobei die Kerne als Rotationsellipsoide aufgefaßt wurden. Andere Methoden, wie etwa die der Chromozentrenzählung, waren hier nur bedingt anwendbar, da die Chromozentren im Stadium der Schuppenbildung kaum ausgeprägt sind. Zum Vergleich wurden polyploide Kerne des Fettkörpers hinzugezogen, deren Polyploidiegrad sich auf Grund der Messung der Kernspindelvolumina und durch die Bestimmung der Chromozentrenzahl mit einiger Sicherheit bestimmen läßt.

Die Kerne der verschiedenen Stadien wurden in ihrer maximalen Größe unmittelbar vor den entsprechenden Häutungen gemessen, wobei die Kerne am ganzen Körper gleichmäßig berücksichtigt wurden. Die Kurven in Abbildung 12 veranschaulichen die vorkommenden Größenklassen in den verschiedenen Stadien und ihren prozentualen Anteil. Schon im vierten Larvenstadium treten vier Kerngrößenklassen auf. Gleiche Abstände auf der Abszisse zeigen jeweils eine Verdopplung des Volumens an. Die beiden mittleren Werte sind am stärksten vertreten, es sind die tetra- und oktoploiden Schuppenbildungskerne. In den folgenden Larvenstadien verändert sich die Zusammensetzung nicht wesentlich. Etwa vom neunten Larvenstadium an hat sich aber das Verhältnis eindeutig zugunsten der höher polyploiden, d. h. der 8- und 16-ploiden Kerne verschoben. Eine neue 32-ploide Größenklasse kommt hier noch dazu, die bei älteren Tieren noch stärker ausgeprägt ist.

Außer den Kernen wurden auch die Schuppenflächen unmittelbar nach der Häutung der entsprechenden Stadien gemesen. Da die Schuppenlamelle sehr dünn ist, läßt sich die Größe der Schuppen unmittelbar durch die Fläche charakterisieren. Die Ergebnisse sind in Kurven (Abb. 13) zusammengefaßt. Eindeutige Maxima treten nur in jüngeren Stadien auf. Mit zunehmendem Alter werden die Schuppenflächen

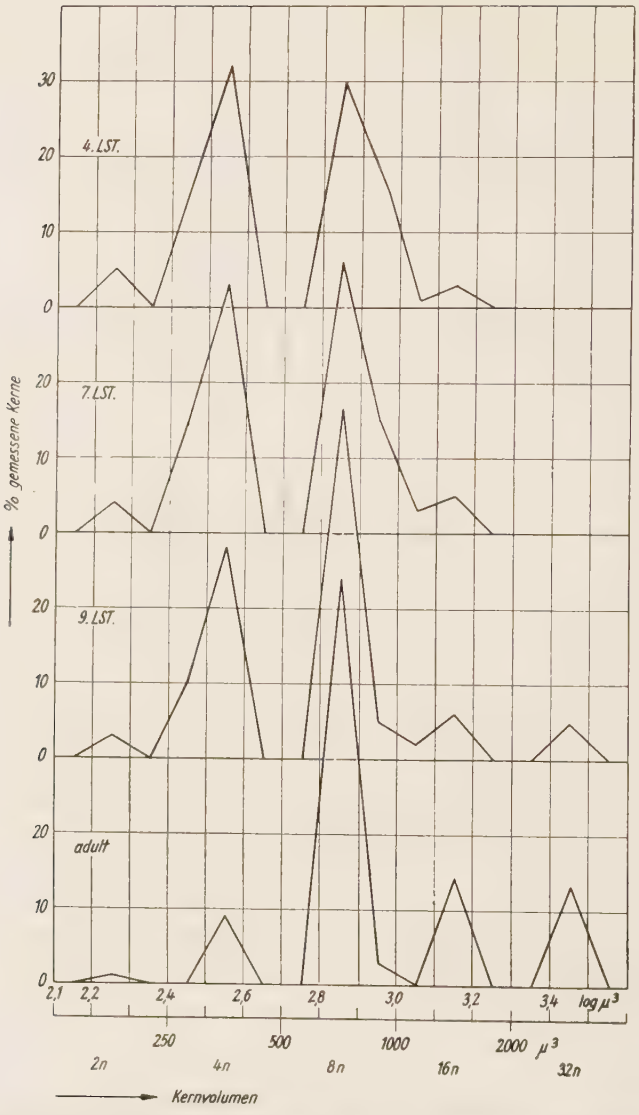

Abb. 12. Kernvolumina der Schuppenbildungskerne in verschiedenen Stadien. LST Larvenstadium. Abszisse: log der Kernvolumina; Ordinate: Anzahl der Kerne in %.

durchschnittlich größer, die Werte streuen aber immer mehr und die Größenklassen spalten sich in zahlreiche Einzelgipfel auf.

Vergleicht man die Kurven der Kerngrößen mit denen der Schuppenflächen, so lassen sich die Kerngrößen, auch in etwa ihrem prozentualen Anteil entsprechend, bestimmten Schuppengrößen zuordenen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Schuppen mit zunehmendem Alter immer größer werden. Erst mit dem Überschreiten einer gewissen Schuppengröße, die vom neunten Stadium an auftritt, findet sich eine neue

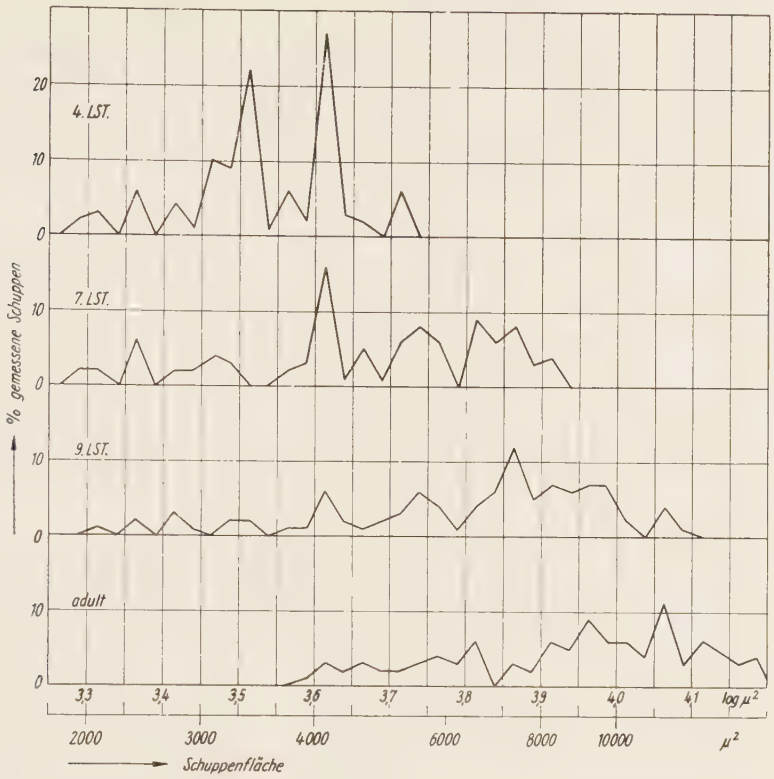

Abb. 13. Schuppenflächen verschiedener Stadien. Abszisse: log der Schuppenflächen; Ordinate: Anzahl der Schuppen in %.

Kerngrößenklasse. Das neunte Larvenstadium ist gekennzeichnet durch den Übergang von der Larve zur geschlechtsreifen Imago und weist nicht nur im Integument, sondern auch in anderen Organen Besonderheiten auf. Bei den folgenden postimaginalen Häutungen wandeln sich die Kerngrößenverhältnisse der Epidermis nicht mehr.

f) *Zusammenfassender Überblick über das Wachstum und die Differenzierung der Epidermis*

Die Epidermis wächst zunächst durch mitotische Vermehrung diploider Kerne, wobei die Mitosen der Schuppenstammzellen als D.T. ablaufen. Von der zweiten Hälfte des zweiten Larvenstadiums an machen die Epidermiskerne zum Teil Endomitosen durch, d. h. sie werden durch e.P. zu tetra- bis oktoploiden Kernen, die teilungsfähig bleiben. Diese polyploiden Mitosen können normal verlaufen oder aber sie führen über eine anormale Spindelbildung zur Pyknose.

Die bei der ersten D.T. entstehenden Schuppenbildungskerne machen im allgemeinen sofort eine Endomitose durch. Sie wachsen im Verlauf der folgenden Häutungen durch e.P. weiter heran. Der Höhe ihres Polyploidiegrades entspricht die jeweilige Größe der von ihnen gebildeten Schuppen. Die aus der zweiten D.T. hervorgehenden

Balgbildungskerne wachsen in der Regel durch e.P. zu tetraploiden Kernen heran. Ihre Schwesterkerne sind die Stammkerne neuer Schuppenbildungsgruppen, die stets diploid und teilungsfähig bleiben.

Betrachtet man die Veränderungen in der Epidermis, so läßt sich der postembryonale Entwicklungsverlauf in drei Abschnitte einteilen: ein erster umfaßt das erste bis dritte Larvenstadium. Rein äußerlich unterscheiden sich diese Tiere von den adulten durch das Fehlen des Schuppenkleides sehr deutlich. Auch die inneren Organe erfahren im dritten Larvenstadium zum Teil einen auffallenden Umbau, der zeigt, daß ein neuer Entwicklungsabschnitt beginnt. Die späteren Larvenstadien gleichen bis auf die unterschiedliche Größe und der verschiedenen Ausbildung der Abdominalanhänge weitgehend den adulten Tieren. Diese Unterschiede veranlassen zu der Einteilung des postembryonalen Lebens von Lepisma in eine „larvale" (1. bis 3. Larvenstadium), eine Jugendperiode („juvenil", 4. bis 8. oder 9. Larvenstadium) und einen adulten Abschnitt. In der Epidermis werden in den ersten drei Stadien durch D.T. Schuppenbildungsgruppen bereitgestellt, die aber erst von der dritten Larvenhäutung an, d. h. zu Beginn des zweiten Abschnitts in Funktion treten. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden die Schuppenbildungsgruppen entsprechend dem Wachstum der Tiere vermehrt. Da im adulten Abschnitt die Größenzunahme durchschnittlich viel langsamer erfolgt, treten D.T. und Epidermiskernmitosen daher nur noch selten auf.

2. Darmtrakt.

A) Der Bau des Darmes.

Da die wenigen Angaben, die über den Bau des Darmes von *Lepisma* vorliegen (u. a. Paclt 1956, Pohl 1958, Sahrhage 1952, Woodland 1957), unvollständig sind oder voneinander abweichen, ging eine morphologisch-histologische Untersuchung der Betrachtung der cytologischen Verhältnisse voraus.

Der Darmtrakt zerfällt als typischer Insektendarm in die drei großen Abschnitte: Vorder-, Mittel- und Enddarm (Abb. 14).

a) *Vorderdarm*

Der Vorderdarm beginnt mit dem Pharynx, der durch die Mundöffnung gegen die Präoralhöhle verschlossen ist. Entsprechend dem orthognathen Bau des Kopfes verläuft der erste Pharynxabschnitt senkrecht zur Körperachse und biegt ventral vom Oberschlundganglion in die Längsachse des Tieres ein. Durch eine stark entwickelte Ring- und Längsmuskulatur ist der Pharynx in charakteristische Falten gelegt. Radialdilatatoren stellen die Verbindung zur Kopfkapsel und dem Innenskelett des Kopfes her. Die Anordnung der Muskeln entspricht ziemlich genau derjenigen von *Thermobia domestica* (Chaudonneret 1950).

Etwa in der Höhe der Schlundkonnektive geht der Pharynx ohne deutliche Grenze in den Ösophagus über, dessen Muskulatur schwächer entwickelt ist.

Auf den Ösophagus folgt mit einer starken Erweiterung am Übergang vom Kopf in den Thorax der sackartige, dünnwandige Ingluvies. Das Epithel umschließt ein feinverzweigtes, netzartiges Muskelsystem. Kurz vor dem Übergang in den Proventriculus wird die Muskulatur wieder stärker und sechs Längsmuskelzüge legen das Epithel in große Längsfalten.

Der Proventriculus ist von birnenförmiger Gestalt und zerfällt in drei Abschnitte: den großen Proventriculus anteroir, der in den kleineren Proventriculus posterior übergeht. Dieser läuft in die Valvula cardiaca aus, die in das Lumen des Mitteldarms ragt.

Im Proventriculus anterior finden sich zwischen den Schenkeln der vom Ingluvies herkommenden Falten sehr mächtige Transversalmuskeln, die kompaktesten Muskeln des ganzen Tieres. Sie sind mit zahlreichen Tonofibrillen verankert (Abb. 15). Die Cuticula ist auf den Scheiteln des ventralen Faltenpaares und der beiden seitlich anschließenden Falten in Form typischer Proventrikelzähne stark sklerotisiert. Der dorsale Mittelzahn sitzt in gelenkiger Verbindung auf dem dorsalen Faltenpaar, während gegenüber ein muskelloser, dicht mit unechten Haaren besetzter Keil zwischen dem ventralen Zahnpaar liegt.

In der Fortsetzung der Zähne dringen als Proventriculus posterior auf der Dorsalseite drei Epithelfalten in das Lumen vor (Abb. 16). Ventral sind nur zwei flache, plattenartige Gebilde erhalten, die über eine tiefer gelegene Mittelplatte gelenkig miteinander in Verbindung stehen. Die Transversalmuskeln sind hier reduziert, nur Ring- und Längsmuskeln sind erhalten.

Der Proventriculus posterior geht caudal allmählich in die Valvula cardiaca über, die als doppelwandiges Rohr in das Lumen des Mitteldarmes vorspringt. Ihr Epithel ist noch, der ectodermaler Herkunft entsprechend, von einer Intima überzogen, die beim Übergang in das Mitteldarmepithel verschwindet (Abb. 21).

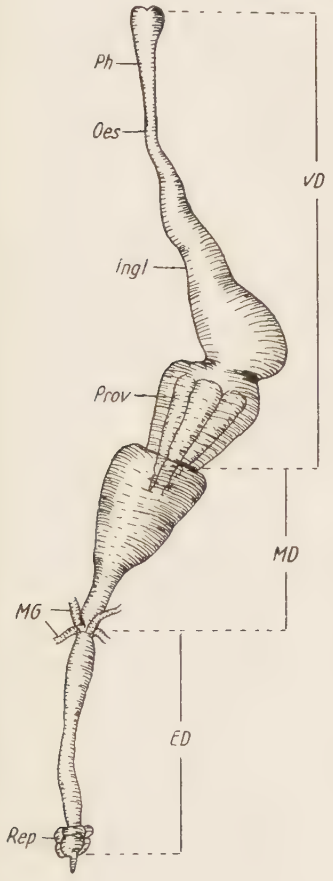

Abb. 14.

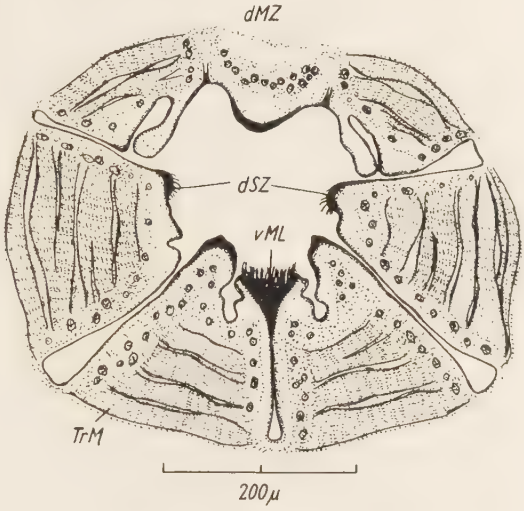

Abb. 15.

Abb. 14. Darmtrakt, Übersicht. ED Enddarm, Ingl Ingluvies, Ph Pharynx, Prov Proventrikel, Oes Ösophagus, MD Mitteldarm, MG Malpighigefäße, Rep Rectalpapillen, VD Vorderdarm.

Abb. 15. Proventriculus anterior, quer. dMZ dorsaler Mittelzahn, dSZ dorsale Seitenzähne, TrM Transversalmuskeln, vML ventrale Mittelleiste.

b) Mitteldarm

Der Mitteldarm beginnt mit einer starken Erweiterung, die sich infolge der vom Proventrikel herkommenden Längsmuskelzüge als cranial gerichtete Ausbuchtungen auswirkt. Das Epithel besteht im Normalzustand aus schmalen, hohen, zylindrischen Zellen mit regelmäßig in der Mitte liegenden Kernen (Abb. 22c). Der dem Lumen zugekehrte Plasmateil enthält zahlreiche Vakuolen mit sekretartigen Einschlüssen, während der periphere Abschnitt streifig strukturiert ist. Den Abschluß der Zellen bildet ein hoher Stäbchensaum, der in der Sekretionsphase teilweise

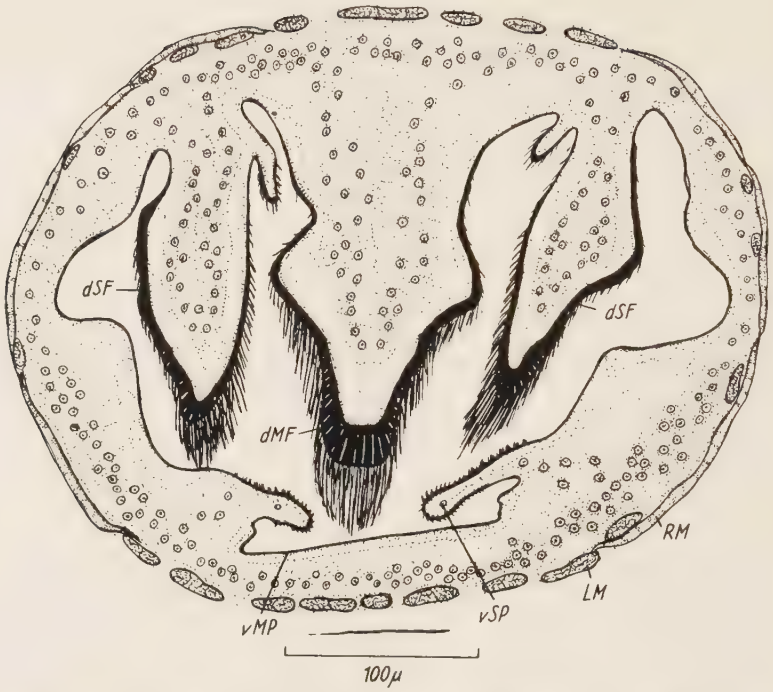

Abb. 16. Proventriculus posterior, quer. dMF dorsale Mittelfalte, dSF dorsale Seitenfalte, LM Längsmuskeln, RM Ringmuskeln, vMP ventrale Mittelplatte, vSP ventrale Seitenplatte.

verlorengeht. Im Lumen befindet sich eine oft mehrschichtige peritrophische Membran. Am Grund des Epithels liegen in etwa gleichen Abständen Regenerationsnester der Basalmembran auf, die im Ruhezustand aus drei bis fünf Kernen bestehen.

c) Malpighigefäße und Enddarm

Kurz vor dem Übergang in den Enddarm, der durch die Intimabildung deutlich gekennzeichnet ist, münden auf gleicher Höhe vier Malpighigefäße in gleichen Abständen in den Mitteldarm. Sie sind unverzweigt und ziehen in mehrfachen Windungen dem Darm entlang bis in den Thorax. Den Abschluß bildet auch hier ein Stäbchensaum.

Der Enddarm gliedert sich in drei große Abschnitte, den Pylorus, den mittleren Abschnitt und das Rectum.

Der vordere Abschnitt, der Pylorus, beginnt mit einer Valvula pylorica, deren gut entwickelte Ringmuskeln einen wirksamen Verschlußapparat darstellen. Bei jungen Tieren bildet der Pylorus zusammen mit dem hinteren Abschnitt des Mitteldarmes eine cranial-dorsal gerichtete Schlinge. Bei ausgewachsenen Tieren durchzieht der Darm als gerades Rohr den Körper.

Im mittleren Enddarmabschnitt wird das Epithel höher und ist durch die Muskulatur in sechs ausgeprägte Längsfalten gelegt. Das Plasma besitzt eine streifig-fibrilläre Struktur, vor allem an den Faltenscheiteln, an denen Plasmafasern fächerförmig an der Intima angreifen (Abb. 25). In bestimmten Abständen dringen Muskelfasern auf dem ganzen Querschnitt blendenartig bis zur Intima vor, so daß dieser Teil in gleichmäßige Abschnitte zerlegt erscheint. In den Faltentaschen greifen Radialmuskeln an, die den Darm befestigen.

Vor dem Übergang in das Rectum wird das Epithel niedriger und stößt als Valvula rectalis in den letzten Enddarmabschnitt vor (Abb. 17).

Im Rectum sind Rectalpapillen in zwei hintereinander gelegenen Kränzen zu je drei Papillen angeordnet. Sie gehören dem Bautyp der doppelwandigen Papillen an (s. WEBER 1933). Das innere

Epithel besteht nur aus der Intima und einer sehr dünnen Epithelschicht, in der vereinzelte Kerne liegen, während die eigentlichen Papillen vom äußeren Epithel gebildet werden. Das Plasma ist hier sehr dicht und fibrillär strukturiert. An Stelle eines geschlossenen Muskelsystems ziehen nur kurze Transversal- und Längsmuskeln zwischen den Papillen hindurch. Ein rohrartig ausgezogenes Afterstück mit typisch epidermalem Charakter schließt sich an das Rectum an.

Abb. 17.

B) Cytologie des Darmtrakts

In der frischgeschlüpften Eilarve ist das Epithel in Vorder- und Enddarm bereits ausdifferenziert, während sich das Mitteldarmepithel erst im Laufe der ersten Tage des postembryonalen Lebens bildet. Der Mitteldarm enthält zunächst noch Dottersubstanz, die allmählich

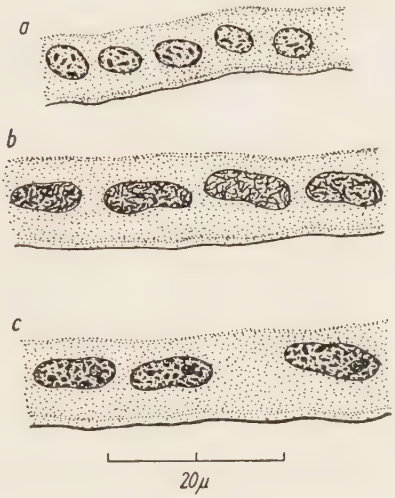

Abb. 18.

Abb. 17. Rectum längs. Rep Rectalpapillen.

Abb. 18. Ösophagus längs: a) Eilarve, b) 3. Larvenstadium mit Endomitosen, c) adult.

resorbiert wird. Erst von der zweiten Larvenhäutung an wird Nahrung aufgenommen. Im ersten und zweiten Larvenstadium sind Vorder- und Enddarm durch Zellanhäufungen im Bereich der Valvula cardiaca und der Valvula pylorica gegen den Mitteldarm hin verschlossen.

a) Vorderdarm

Bei der Eilarve sind die Kerne des Pharynx- und Ösophagusepithels klein, diploid und oval und liegen eng beieinander (Abb. 18a). Im ersten und zweiten Larvenstadium laufen vereinzelt normale diploide Mitosen ab. Gegen Ende des zweiten,

vor allem aber im dritten Larvenstadium häufen sich die Endomitosen und die Mehrzahl der Kerne wird durch e.P. tetraploid (Abb. 18b). In diesem Zustand verharren sie auch im weiteren Verlauf der Entwicklung. Die Kerne der älteren Larvenstadien und der adulten Tiere sind größtenteils tetra- seltener oktoploid und enthalten einen deutlichen Nukleolus und ausgeprägte Chromozentren (Abb. 18c).

Ähnliche Verhältnisse liegen im Ingluvies vor. Bei Eilarven sind sie Kerne klein und diploid (Abb. 19a). Aber schon im nächsten, vor allem aber im übernächsten Larvenstadium machen sie Endomitosen durch (Abb. 19b), deren Stadien sich gut verfolgen lassen und analog denen der Schuppenbildungskerne ablaufen. Mit fünfzehn bis zwanzig Tagen, d. h. im dritten Larvenstadium, findet eine Mitosenperiode statt. Die meisten der Mitosen sind tetraploid, wie die Messung der Kernspindelvolumina zeigt, daneben kommen auch wenige diploide vor (Abb. 19c). Vereinzelt findet man während der ganzen weiteren Entwicklung diploide, seltener tetraploide Mitosen. Im siebenten und achten Larvenstadium häufen sich die Mitosen wieder, wohl auf Grund eines besonders intensiven Wachstums des Ingluvies zu diesem Zeitpunkt. Auffallend ist, daß bei erwachsenen Tieren im Plasma einiger meist aneinandergrenzender Zellen kleine, sekretartige, Feulgen-positive Einschlüsse auftreten. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß die Chromatinsubstanz von den betreffenden Kernen ausgestoßen wird, da ihre Form auffallend unregelmäßiger ist als die der benachbarten normalen Kerne (Abb. 19c).

Der Proventriculus, vor allem sein erster Abschnitt, ist bei jungen Larven noch wenig entwickelt. Die Sklerotisierung der Zähne erfolgt erst allmählich. Die Transversalmuskeln sind schon bei den Larven vorhanden, die typische Querstreifung ist anfangs jedoch kaum zu erkennen. Die spindelförmigen Muskelkerne sind bis zu einem Alter von fünfzehn bis achtzehn Tagen diploid. Anschließend machen sie teilweise Endomitosen durch, werden aber auch bei adulten Tieren, im Gegensatz zu den Kernen der übrigen Muskeln, höchstens tetraploid. Eine Kernvermehrung erfolgt nur in den ersten Larvenstadien. Später wurden hier keine Mitosen mehr beobachtet die Kerne rücken nur weiter auseinander.

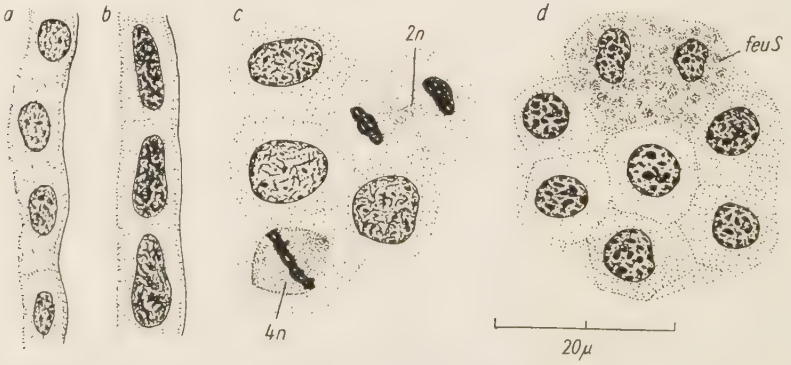

Abb. 19. Ingluvies: a) Eilarve, b) 2. Larvenstadium, c) 3. Larvenstadium mit diploiden (2n) und tetraploiden (4n) Mitosen, d) adult, feuS Feulgen-positive Substanz.

Im Proventrikelepithel der Eilarve sind die Kerne diploid und liegen dicht beieinander (Abb. 20a). Im Laufe der ersten Larvenstadien machen sich mit fortschreitender Entwicklung der Transversalmuskeln Unterschiede bemerkbar. Die Kerne an den Muskelansatzstellen durchlaufen Endomitosen und sind im vierten Larvenstadium größtenteils oktoploid. Tetraploide, seltener diploide Mitosen finden sich in diesem Bereich vor allem im dritten Larvenstadium (Abb. 20b). Die übrigen Kerne des Proventriculus anterior und posterior bleiben klein und vermehren sich durch diploide Mitosen, die im dritten Larvenstadium gehäuft auftreten. Auffallend ist auch hier, daß bei erwachsenen Tieren gelegentlich fein verteilte Feulgen-positive Substanz im Plasma auftritt, und daß in solchen Zellen die Kerne einen leicht geschrumpften Eindruck machen.

Die Kerne der Valvula cardiaca zeigen keine Besonderheiten, sie sind diploid und von runder bis ovaler Gestalt (Abb. 21).

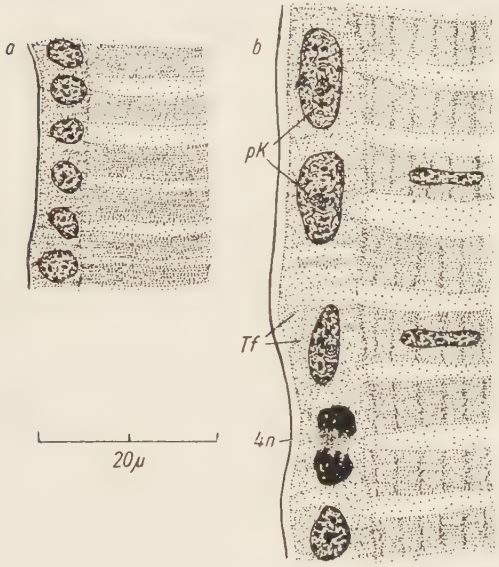

Abb. 20. Proventriculus anterior, Ansatzstellen der Transversalmuskeln: a) Eilarve, b) 3. Larvenstadium mit polyploiden Kernen (pK) und einer tetraploiden Mitose (4n), Tf Tonofibrillen.

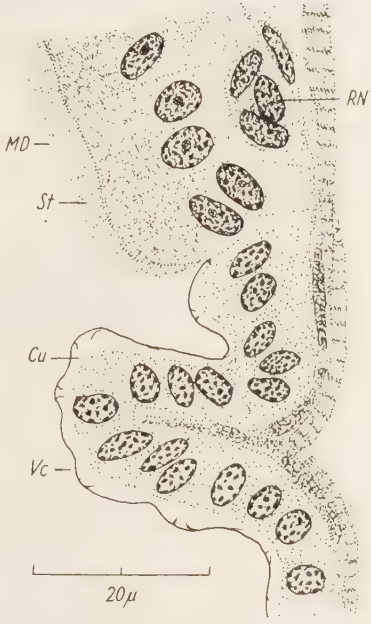

Abb. 21. Übergang von der Valvula cardiaca (Vc) zum Mitteldarm (MD). Cu Cuticula, RN Regenerationsnest, St Stäbchensaum.

b) Mitteldarm

Nach den neuesten Untersuchungen über die Entstehung des Mitteldarmepithels bei *Lepisma* von WOODLAND (1957) wandern in frisch geschlüpften Eilarven Vierer- und Sechsergruppen von Zellkernen aus der Dottersubstanz an die Peripherie; es sind dies die Kerne der späteren Regenerationsnester. Weitere Dotterkerne folgen im Lauf der nächsten Tage, legen sich der Außenwand an und bilden so das erste lar-

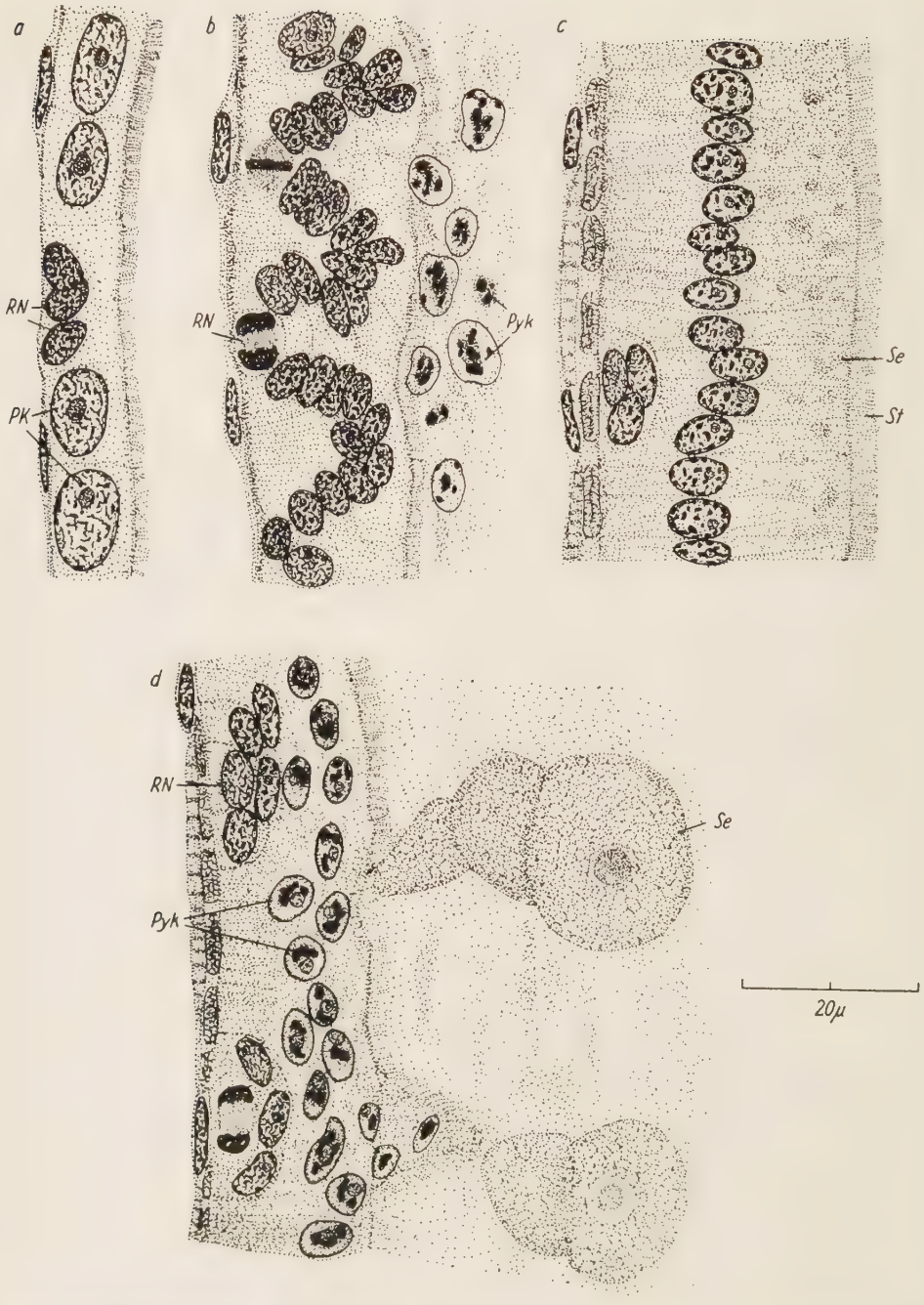

Abb. 22. Mitteldarmepithel, längs: a) erstes Epithel, b) erste Epithelregeneration, c) Epithel im Normalzustand, d) späteres Regenerationsstadium. pK polyploide Kerne, Pyk Pyknosen, RN Regenerationsnest, Se Sekret, St Stäbchensaum.

vale Mitteldarmepithel, das im Alter von zehn bis zwölf Tagen lückenlos geschlossen ist und bereits einen Stäbchensaum trägt (Abb. 22a). Eine peritrophische Membran ist noch nicht gebildet. Die Regenerationskerne unterscheiden sich durch ihre tiefere Färbbarkeit deutlich von den übrigen Epithelkernen. Außerdem sind sie stets diploid, während die Kerne des ersten Mitteldarmepithels polyploid sind und einen auffallenden Nukleolus besitzen.

Das erste Epithel bleibt funktionsfähig bis kurz vor die dritte Larvenhäutung. Dann ballt sich das Chromatin in den großen Epithelkernen pyknotisch zusammen, und die Kerne wandern, von einem mehr oder weniger umfangreichen Plasmahof umgeben, in das Darmlumen aus, wo sie nach einiger Zeit degenerieren (Abb. 22b). Während die alten Kerne abgeschnürt werden, treten in der jeweils mittleren Zelle der Regenerationsnester laufend diploide Mitosen auf, die sehr schnell zu einer bedeutenden Kernvermehrung führen. Die Zellen liegen zunächst noch knospenförmig über den Regenerationsnestern. Sobald aber die ursprünglichen Epithelkerne in das Darmlumen abgewandert sind, falten sich die neugebildeten Zellen auf, die Kerne rücken in die Mitte des nun viel höheren Epithels und ein neuer Stäbchensaum schließt die Zellen ab. Vereinzelt machen die Kerne noch Endomitosen durch. Das zweite Mitteldarmepithel gleicht, abgesehen von seiner etwas geringeren Höhe, vollkommen dem der adulten Tiere (Abb. 22c). Demnach nehmen die ersten drei Larvenstadien auch hinsichtlich der Ausbildung des Mitteldarmepithels eine Sonderstellung ein.

Vor jeder weiteren Häutung findet ebenfalls eine vollständige Regeneration des Mitteldarmepithels statt. Sie wird dadurch eingeleitet, daß die peritrophische Membran, die sich in den Häutungsintervallen vom vierten Larvenstadium an bildet, analwärts wandert. Gleichzeitig werden große Kugeln, die von einem Plasma-Sekret-Gemisch gefüllt sind und oft noch Nukleolarsubstanz enthalten, kettenartig in das Lumen abgeschnürt (Abb. 22d). Am ganzen Mitteldarm setzt daraufhin eine lebhafte Sekretion ein, die sich von der normalen dadurch unterscheidet, daß in zunehmendem Maße pyknotische Kerne einzeln oder in Gruppen, oft in Plasmasubstanz eingebettet, ins Lumen wandern. Der Stäbchensaum löst sich stellenweise ab. Während dieser allgemeinen Auflösung teilen sich die innersten Kerne der Regenerationsnester wieder und liefern die Kerne für den Aufbau des neuen Epithels, das ganz analog dem zweiten Mitteldarmepithel entsteht. Vereinzelt wandern auch später noch Kerne in das Lumen ab.

Die Regeneration pflanzt sich von vorne nach hinten über den Mitteldarm fort. Während sie im hinteren Abschnitt teilweise noch im Gange ist, löst sich im Vorder- und Hinterdarm die Intima vom Epithel und reißt an der Grenze Ösophagus-Ingluvies mit einer Zackenlinie ringsum ab. Die Intima des Ingluvies und des Proventrikels wird bei der Häutung nicht durch den Mund, sondern durch den Darmtrakt ausgestoßen.

c) Malpighigefäße und Enddarm

In der Eilarve sind die Malpighigefäße als dünne Schläuche ausgebildet und münden in die Verschlußzone des Mitteldarms gegen den Enddarm. Die Kerne sind

anfangs noch diploid. Schon vom zweiten Tag an macht ein Teil der Kerne Endomitosen durch (Abb. 23a). Während dieser Zeit nimmt der Umfang der Gefäße stark zu. Den Abschluß gegen das Lumen bildet ein Stäbchensaum, der im Lauf der weiteren Entwicklung immer ausgeprägter wird. Im dritten Larvenstadium, zwischen vierzehn und zwanzig Tagen, läuft eine Mitosenperiode ab mit überwiegend diploiden, seltener tetraploiden Mitosen; daneben führen Endomitosen zu tetra- und oktoploiden Kernen (Abb. 23b). In den folgenden Larvenstadien lösen sich die ab und zu entstehenden hochpolyploiden Kerne vielfach wieder auf, so daß bei erwachsenen Tieren nur wenige, höchstens 16-ploide Kerne vorkommen. Die Mehrzahl der Kerne ist tetraploid (Abb. 23c). Dazwischen liegen kleine diploide Kerne vor allem am Grund des Epithels; vermutlich geht von ihnen eine Kernvermehrung während des Wachstums aus.

Abb. 23. Malpighigefäße, längs: a) 2. Larvenstadium, b) 3. Larvenstadium, c) adult.

Die beiden vorderen Abschnitte des Enddarms unterscheiden sich in cytologischer Hinsicht in der Eilarve noch nicht voneinander. Die Kerne sind gleichmäßig klein, diploid und oval und liegen in einem homogen erscheinenden Plasma (Abb. 24a). Nach der zweiten Larvenhäutung wird die Mehrzahl der Kerne im Pylorusabschnitt durch e.P. tetraploid (Abb. 24b). Im dritten Larvenstadium läuft auch hier eine Mitosenperiode ab mit überwiegend tetraploiden Mitosen (Abb. 24c). Die Kerne werden von nun an nicht mehr höher polyploidisiert, so daß die Pyloruskerne der adulten Tiere fast ausschließlich tetraploid sind. Etwa zu gleicher Zeit zu der eine Mitteldarmregeneration stattfindet, kommt auch hier im Plasma mancher Zellen Feulgen-positive Substanz vor. Die Kerne enthalten weniger Chromatin als diejenigen benachbarter normaler Zellen, obwohl die Kernmembran deutlich erhalten bleibt (Abb. 24d).

Das Plasma des mittleren Abschnitts wird vom zweiten Larvenstadium an zunehmend fibrillär strukturiert. Endomitosen sind hier sehr selten und die im dritten Larvenstadium ablaufenden Mitosen sind fast ausschließlich diploid. Bei erwachsenen Tieren schwankt die Kerngröße zwischen diploid und tetraploid (Abb. 25). Die Kerne der Valvula rectalis sind regelmäßig diploid. Am auffallendsten sind die Verände-

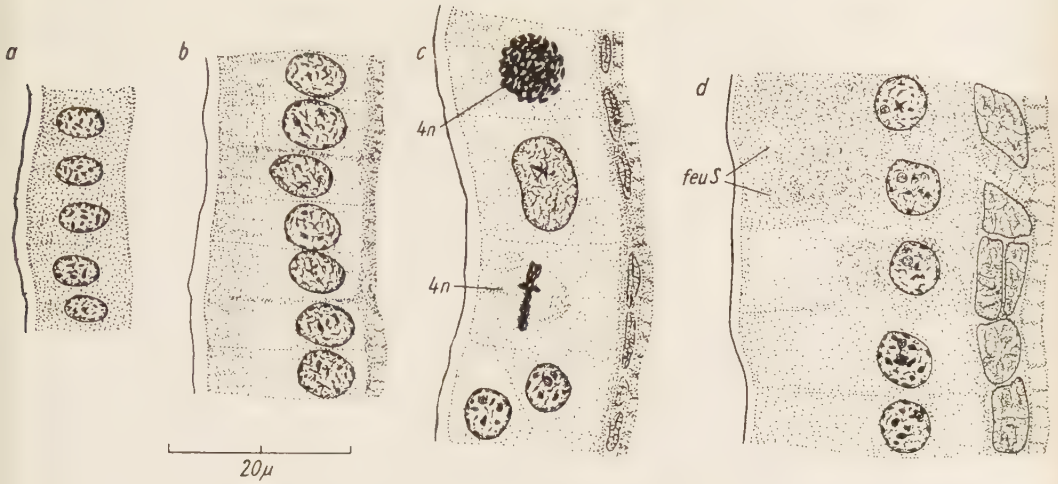

Abb. 24. Vorderer Enddarmabschnitt: a) Eilarve, b) 2. Larvenstadium, c) 3. Larvenstadium, d) adult, feuS Feulgen-positive Substanz.

rungen der Kernverhältnisse in den Rectalpapillen. In der Eilarve sind die einzelnen Papillen noch kompakt und anstelle des späteren Hohlraums sind Vakuolen vorhanden, die im Lauf der folgenden Larvenstadien immer größer werden (Abb. 26a). Während im ersten Larvenstadium die Kerne noch gleichmäßig diploid sind, treten nach der ersten Häutung bereits Endomitosen auf. Im dritten Larvenstadium findet hier eine ausgedehnte Mitosenperiode statt. Die Mehrzahl der Mitosen ist tetraploid, zum geringeren Teil sind sie diploid, wie Vergleiche der Spindelgrößen zeigen. Obwohl manche Kerne schon in diesem Stadium einen höheren Polyploidiegrad erreicht haben, wurden nie höhere als tetraploide Mitosen beobachtet (Abb. 26b). Gleichzeitig wird das Epithel viel höher und nimmt fibrillären Charakter an.

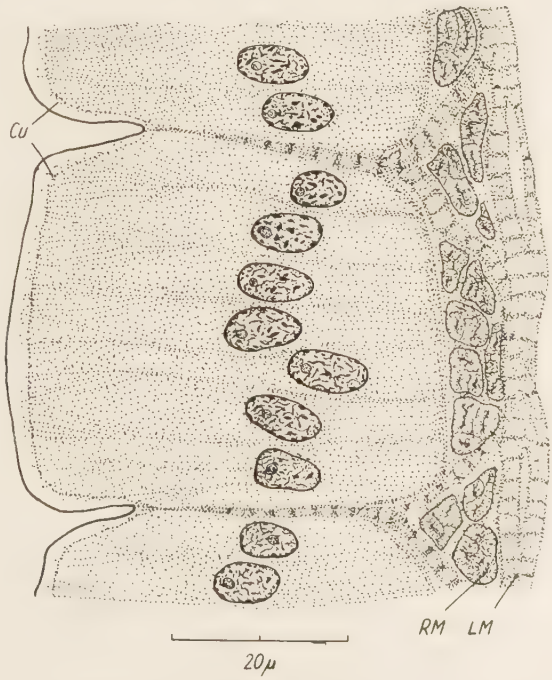

Abb. 25. Mittlerer Enddarmabschnitt, adult. Cu Cuticula, LM Längsmuskeln, RM Ringmuskeln.

Im weiteren Entwicklungsverlauf sind Endomitosen häufig, normale Mitosen dagegen

sehr selten. Bei erwachsenen Tieren kommen neben diploiden und tetraploiden Kernen oft hochpolyploide Kerne vor, deren Polyploidiegrad sich wegen ihrer unregelmäßigen Form kaum bestimmen läßt (Abb. 26c). Nach dem Überschreiten einer bestimmten Größe scheinen sie aber zu degenerieren. Dazwischen liegen bis-

Abb. 26. Rectalpapillen: a) Eilarve, b) 3. Larvenstadium, c) adult. N Nukleolus, pK polyploide Kerne, feuS Feulgen-positive Substanz.

weilen schwächer färbbare Kerne, die aber von einem dichten Hof Feulgen-positiver Substanz umgeben sind.

C) Zusammenfassender Überblick über die Art des Wachstums der Darmepithelien

Eine periodische, rein mitotische Kernvermehrung findet nur bei der Mitteldarmregeneration von den Regenerationsnestern aus statt. Alle andern Epithelien wachsen zwar zunächst durch diploide Mitosen, die Kerne durchlaufen aber anschließend Endomitosen, außer denjenigen der Valvula cardiaca und — rectalis, die diploid bleiben. Bis zum vierten Larvenstadium verhalten sich diese Epithelien fakultativ endomitotisch, d. h. es treten vor allem in der Mitosenperiode des dritten Larvenstadiums polyploide, aber nie höhere als tetraploide Mitosen auf. Vom zweiten, „juvenilen" Entwicklungsabschnitt an bleiben die Kerne der meisten Epithelien auf ihrem bis dahin erreichten Polyploidiegrad stehen. Die Kerne der Rectalpapillen jedoch wachsen endomitotisch weiter und erreichen die höchsten Polyploidiegrade, die in den Darmepithelien überhaupt vorkommen.

3. Das Tracheensystem

Der Bau des Tracheensystems von *Lepisma saccharina* wurde von Sulc (1927) genau untersucht und beschrieben. Außer einem meso- und einem metathorakalen sind acht abdominale Stigmenpaare vorhanden. Von jedem Stigma geht ein Tracheenstamm aus, der sich sekundär in einen dorsalen, ventralen und visceralen Ast gabelt. Laterale Längsstämme verbinden die Hauptäste untereinander und zahlreiche Kommissuren und Anastomosen vereinigen das Tracheensystem zu einem einheitlichen Respirationsorgan.

Schon in der Eilarve sind die Hauptstämme sichtbar, aber noch ohne spiralige Versteifungen. Nur eine dünne Intima kleidet die Tracheen aus. Die Kerne sind oval und diploid (Abb. 27a). In den folgenden Larvenstadien werden die Tracheenstämme sehr viel kräftiger. Neben normalen diploiden Mitosen, die aber nicht periodisch auftreten, kommen Endomitosen vor, die in der Regel zu tetraploiden Kernen führen. Auch bei adulten Tieren sind die Matrixkerne der von den Stigmen abgehenden Hauptäste nicht höher polyploid. Sie liegen jedoch sehr flach ausgebreitet und vermitteln so den Eindruck eines höheren Polyploidiegrades (Abb. 27b).

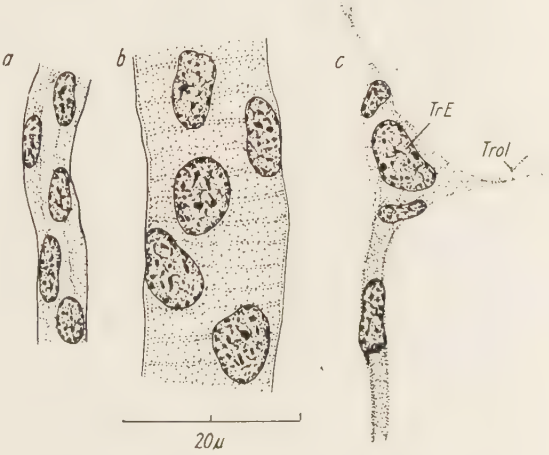

Abb. 27. Tracheen: a) Eilarve, b) 3. Larvenstadium c) adult, TrE Tracheenendzelle, Trol Tracheolen.

Die Kerne der Nebenäste sind im allgemeinen klein. In den Tracheenendzellen kommen wieder größere tetraploide, höchstens oktoploide Kerne vor (Abb. 27c).

4. Die Labialdrüsen.

Der Bau der Labialdrüsen der Thysanuren wurde eingehend untersucht in den Arbeiten von BRUNTZ (1908), PFLUGFELDER (1947) und CHAUDONNERET (1957). Sie bestehen bei *Lepisma* aus einer vorderen „Labialniere", die sich im Kopf unter dem Subösophagalganglion hinzieht und aus Sacculus, Labyrinth und Exkretionskanal besteht und aus einer hinteren, großen Salvarialdrüse, die in Pro- und Mesothorax den Darmkanal umgibt. Beide münden gemeinsam zwischen Labium und Hypopharynx in das Salivarium. Der Sacculus der Labialniere verhält sich cytologisch wie die Salivarialdrüse und wird daher hier nicht gesondert behandelt. Der Ausführgang dagegen ist schon in der Eilarve deutlich sichtbar. Das Plasma ist streifig strukturiert, und der ektodermalen Herkunft entsprechend von einer dünnen Intima bedeckt. Die kleinen Kerne liegen regelmäßig verteilt im Epithel (Abb. 28a). Im Lauf der weiteren Entwicklung ändern sich die Kernverhältnisse in diesem Abschnitt kaum. Manche Kerne wachsen zwar durch e.P., werden aber höchstens tetra- bis oktoploid (Abb. 28b). In der Sekretionsphase ist der Exkretionskanal dicht von Sekreten angefüllt.

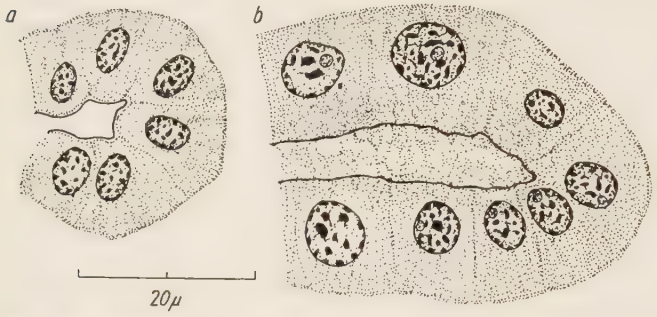

Abb. 28. Exkretionskanal der Labialniere: a) Eilarve, b) adult.

Abb. 29. Salivarialdrüse, Acinus quer: a) im Ruhezustand, b) Sekretionsphase. feuS Feulgen-positive Substanz.

Das Aussehen der Drüse selbst hängt vom jeweiligen Zustand der Tiere ab. Im Ruhezustand liegen die diploiden, höchstens tetraploiden Kerne oft unregelmäßig geformt in einem lockeren Plasma (Abb. 29a). Bei einer herannahenden Häutung kugeln sie sich ab und schwellen etwas an. Während dem Abstreifen der alten Cuticula, vor allem aber danach, ist das Plasma dicht angefüllt mit feinverteilter Feulgen-positiver Substanz. Es entsteht der Eindruck, als würden Feulgen-positive Granula aus den Kernen in das Plasma austreten (Abb. 29b). Diese Substanz sammelt sich in sekretartigen Tropfen an, die nach einiger Zeit wieder verschwinden.

5. Mesodermale Gewebe

A) Muskulatur

Um die Entwicklung der Muskeln verfolgen zu können, wurden die dorsalen prothorakalen Längsmuskeln, die an beiden Segmentgrenzen ansetzen, in den verschiedenen Entwicklungsstadien verglichen.

In der Eilarve liegen die Kerne in den Muskeln verhältnismäßig dicht. Sie sind länglich-spindelförmig und zunächst diploid (Abb. 30a). Schon nach einem Tag treten in einem Teil der Kerne Endomitosen auf. Daneben kommen in allen jüngeren Larvenstadien häufig — später werden sie immer seltener — diploide Mitosen vor, ohne daß ausgesprochene Mitosenperioden festzustellen sind. Bis zum dritten Larvenstadium sind die meisten Kerne durch Endomitosen tetra- bis oktoploid geworden (Abb. 30b). Die typische Querstreifung der Muskeln und die Tonofibrillen an den Ansatzstellen treten nun deutlich hervor. Die mitotische Kernvermehrung kommt in den älteren Larvenstadien allmählich zum Stillstand und die im allgemeinen tetra- bis oktoploiden, spindelförmigen, meist etwas deformierten Kerne liegen in großen Abständen in den Muskeln.

Zusammenfassend kann man das Muskelwachstum folgendermaßen darstellen: durch Teilung diploider Kerne entstehen im Verlauf der Entwicklung die eigentlichen Muskelkerne. Diese sind nicht mehr teilungsfähig, sie können aber durch e.P. bis zur Oktoploidie heranwachsen.

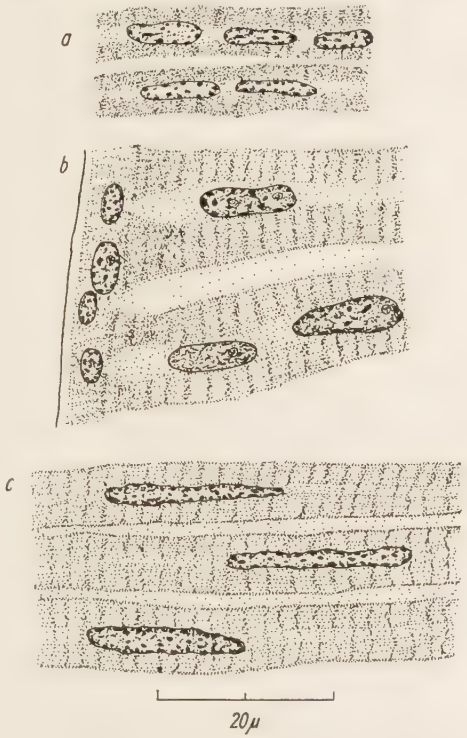

Abb. 30. Prothorakale Längsmuskeln: a) Eilarve, b) 3. Larvenstadium, c) adult.

B) Fettkörper.

Der Fettkörper ist bei *Lepisma* sehr umfangreich und umgibt im Thorax und Abdomen sämtliche Organe. Er besteht aus einzelnen Fettkörperlappen, die von einem dünnen Hüllepithel umgeben sind. Die Zellen sind zu einem Syncytium verschmolzen und die Kerne liegen frei in dem netzartigen Plasmasystem.

Schon bei den Eilarven ist der Fettkörper gut entwickelt, die Kerne sind noch klein und unregelmäßig geformt (Abb. 31a). In der folgenden Zeit runden sie sich ab und machen größtenteils Endomitosen durch (Abb. 31b). Mit dreizehn Tagen etwa setzt eine Mitosenperiode ein, die das ganze dritte Larvenstadium hindurch anhält. Die Spindelgrößen variieren dabei sehr stark (Abb. 31c). Wie die Messungen der Kernspindelvolumina zeigen, deren Ergebnis in der Kurve (Abb. 32) dargestellt ist, treten diploide bis 32-ploide Mitosen auf. Die oktoploiden und 16-ploiden Mitosen sind am häufigsten. Bei den 32-ploiden Mitosen ist die Spindelbildung vielfach durch die Entstehung dreipoliger Spindeln gestört. Soweit beobachtet werden konnte, ent-

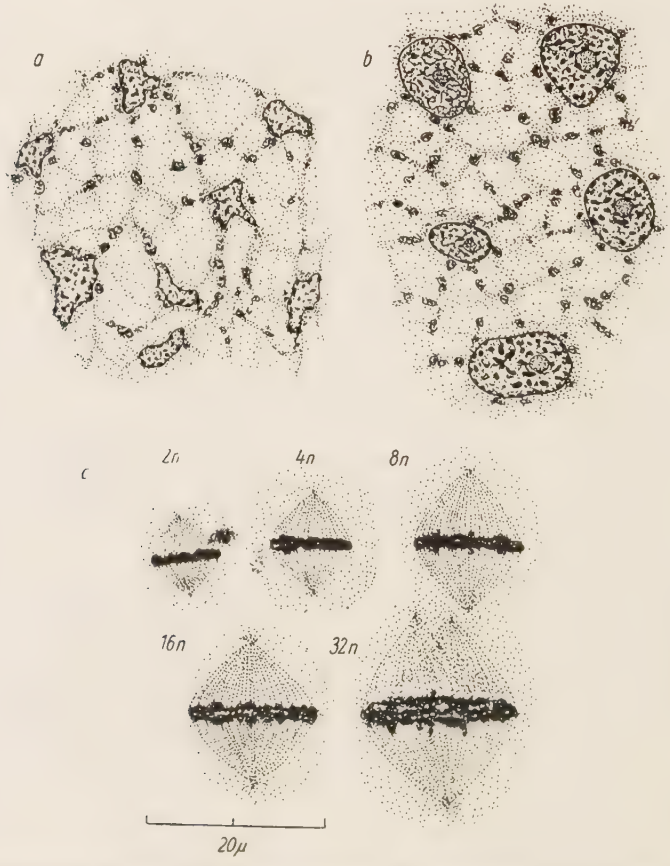

Abb. 31. Fettkörper: a) Eilarve, b) 2. Larvenstadium, c) Kernspindeln verschiedener Polyploidiegrade im 3. Larvenstadium.

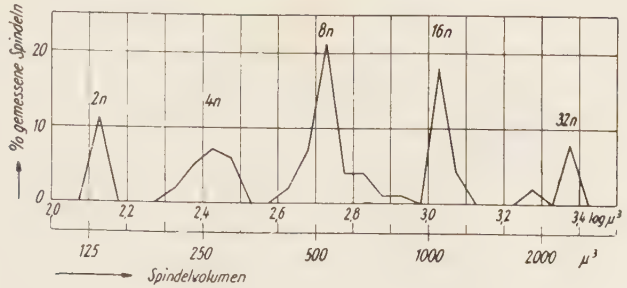

Abb. 32. Spindelvolumina im Fettkörper im 3. Larvenstadium. Abszisse: log der Spindelvolumina; Ordinate: Anzahl der Mitosen in %.

stehen aus diesen Teilungen aber nur zwei Kerne, die sich anschließend normal verhalten und nicht degenerieren. Mitosen kommen in den späteren Stadien nur sehr selten vor, während Endomitosen das ganze Leben hindurch ablaufen.

Vom vierten Larvenstadium an gleicht der Fettkörper in seinem Aussehen immer mehr dem älterer Tiere. Kerne verschiedener Polyploidiegrade mit ausgeprägten Chromozentren und Nukleolen kommen vor. Daneben aber treten schon, wenn auch noch selten, zwei eigenartige, für den Fettkörper typische Phänomene auf: Die Kernverschmelzung und die Kernauflösung (Abb. 33a). In allen folgenden Stadien wandern immer wieder, bei jungen Larven zwei bis drei, bei älteren Tieren bis zu sechs polyploide Kerne aufeinander zu und lagern sich eng zusammen. Die Übergangsstadien von einer teilweisen Auflösung der Kernmembran bis zur vollkommenen Verschmelzung sind gut zu verfolgen (Abb. 33b). Meistens besitzen die so entstandenen Kerne mehrere Nukleolen, entsprechend der Anzahl der verschmolzenen Kerne.

Am auffallendsten ist die Bildung solcher Riesenkerne beim Übergang von der Larve zur geschlechtsreifen Imago, d. h. im achten und neunten Stadium, in denen der Fettkörper fast ausschließlich aus Verschmelzungskernen mit auffallenden Nukleolen und großen, stark färbbaren Chromozentren besteht (Abb. 33c). Diese großen Kerne gehen aber bald darauf in einen Auflösungszustand über. Im Innern treten immer größer werdende Vakuolen auf, die Membran scheint örtlich zerstört zu werden. Das Chromatin wandert in das umgebende netzartige Plasma aus. Die Chromozentren lösen sich immer mehr auf und gehen in eine feinkörnige Feulgen-positive Substanz über (Abb. 33c). Dieser Vorgang bleibt auf einzelne Bezirke eines Fettkörperlappens beschränkt und Kernverschmelzung und -auflösung können nebeneinander vorkommen. Die Kernauflösung geht so lange weiter, bis die Stelle des ehemaligen Kerns nur noch durch einen Feulgen-positiven Hof gekennzeichnet ist (Abb. 33d). Während dieses Vorgangs beginnt, von der Peripherie des ausgewanderten Kernmaterials nach innen fortschreitend, sich die Feulgen-positive Substanz zu konzentrieren, was die Bildung neuer Chromozentren anzeigt. Sie umgeben sich daraufhin mit einer neuen Membran. Dieser Prozeß schreitet so lange fort, bis anstelle eines Riesenkerns zahlreiche kleine, zunächst noch unregelmäßige, kernähnliche Körper im Plasma verteilt sind (Abb. 33d). Im weiteren Verlauf läßt sich beobachten, daß sich diese Chromozentrengrup-

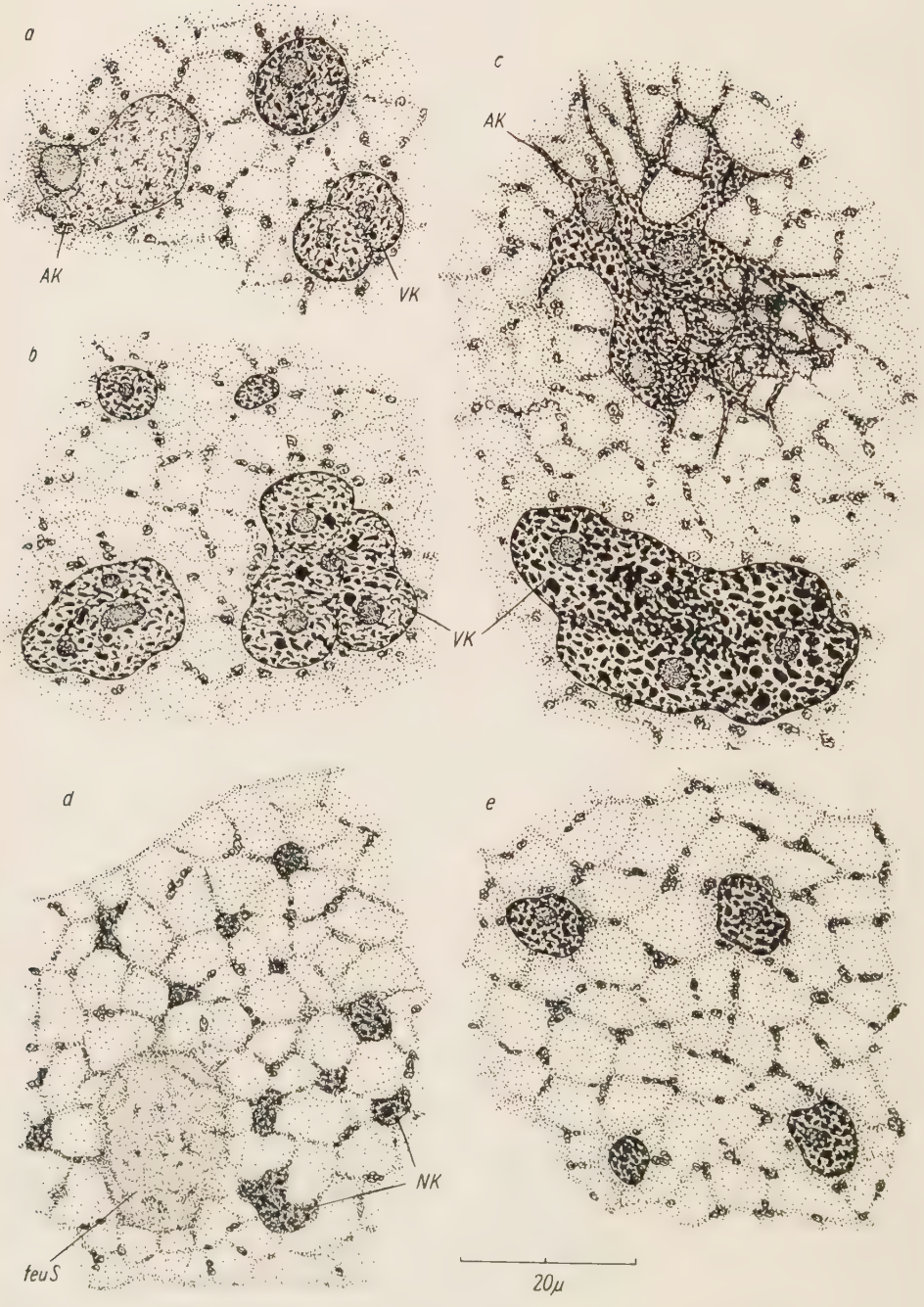

Abb. 33. Fettkörper: a) 3. Larvenstadium, b) älteres Larvenstadium, c, d 9. Larvenstadium, e) adult. AK Auflösungskern, NK neu sich konzentrierende Kerne, VK Verschmelzungskerne.

pen, die aber unter sich keineswegs gleiche Volumina besitzen, abrunden und sich wie typische normale Fettkörperkerne verhalten. In einigen laufen kurz darauf wieder Endomitosen ab. Echte Pyknosen wurden nicht beobachtet; dagegen degenerieren möglicherweise einige der kleineren Chromatinansammlungen.

Im Fettkörper älterer Tiere liegen im allgemeinen niederpolyploide Kerne ziemlich regelmäßig im Plasma verteilt (Abb. 33e). Die großen Verschmelzungskerne werden mit zunehmendem Alter immer seltener.

Da in den Stadien, in denen häufig Kernverschmelzungen und Kernauflösungen vorkommen, in der Umgebung der betreffenden Kernbereiche weder kleine Kerne in genügender Anzahl vorhanden sind, noch eine Mitosentätigkeit zu beobachten ist, die Kerne für den Neuaufbau des Fettkörpers liefern könnten, liegt auf Grund der Beobachtungen die Vermutung nahe, daß die kleineren Kerne von den späteren Larvenstadien an fast ausschließlich durch Amitosen bei der Auflösung großer Verschmelzungskerne entstehen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß sich nach den bisherigen Befunden das Wachstum des Fettkörpers folgendermaßen vollzieht: Im larvalen Abschnitt der postembryonalen Entwicklung wachsen die Kerne überwiegend durch e.P. Im dritten Larvenstadium läuft die einzige ausgedehnte Mitosenperiode des Fettkörpers überhaupt ab, mit diploiden bis 32-ploiden Mitosen. Vom vierten Larvenstadium, d. h. vom präimaginalen, juvenilen Abschnitt an, wachsen die Kerne nur noch endomitotisch, Verschmelzungen polyploider Kerne führen zu Riesenkernen. Aus diesen gehen bei der anschließenden Kernfragmentation — dieser Ausdruck charakterisiert wohl am besten den Vorgang — kleinere Kerne hervor, die wieder endomitotisch polyploidisiert werden können. Der Höhepunkt der Kernverschmelzung und der Kernfragmentation wird vor dem Beginn des dritten Abschnittes der Entwicklung, d. h. vor der Geschlechtsreife erreicht. Die dabei amitotisch entstehenden Kerne bauen den imaginalen Fettkörper auf, dessen Kernverhältnisse sich von nun an nicht mehr wesentlich verändern.

Die Messungen der Kernvolumina in den verschiedenen Entwicklungsstadien, deren Ergebnisse in den Kurven von Abbildung 34 dargestellt sind, zeigen deutlich die Veränderungen, die sich im Fettkörper vollziehen. Wie ein Vergleich der Anzahl der Chromozentren, sowie der Kernspindelvolumina polyploider Kerne mit den errechneten Kernvolumina erkennen läßt, ist die Annahme, daß eine Volumenverdopplung mit einer e.P. verbunden ist, durchaus berechtigt. Im dritten Larvenstadium liegen Maxima vor bei diploiden, tetraploiden, oktoploiden, 16-ploiden, 32-ploiden und 64-ploiden Kernen. Daneben aber treten bereits Zwischengipfel auf, die vermutlich auf Kernverschmelzung zurückzuführen sind. Bis zum fünften Larvenstadium nimmt das Größenwachstum der Kerne durch Polyploidisierung und Kernverschmelzung zu. Die im siebenten Larvenstadium auftretenden Maxima bei tetraploiden, oktoploiden, 16-ploiden und 32-ploiden Kernen zeigen eindeutig, daß vorher eine Umwandlung der Kernverhältnisse erfolgt sein muß. Im neunten Larvenstadium dagegen ist die Kurve wieder stark auseinandergezogen und in zahlreiche kleine Gipfel

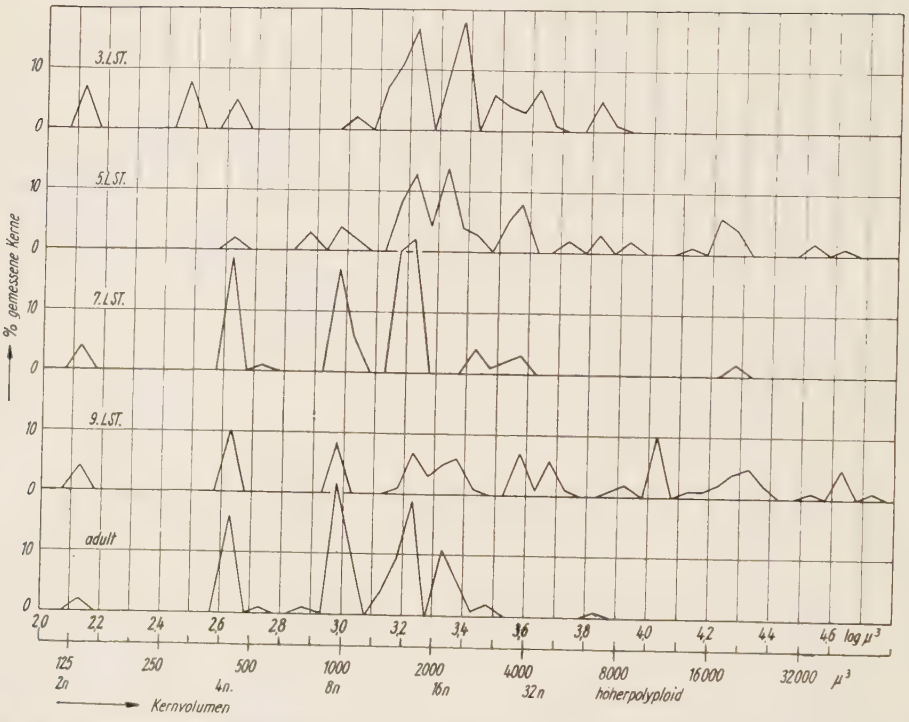

Abb. 34. Volumina der Fettkörperkerne verschiedener Altersklassen. Abszisse: log der Volumina; Ordinate: Anzahl der gemessenen Kerne in %.

zerlegt. Man kann daraus ablesen, daß an die Stelle einheitlicher Kernklassen nun mehrere Kerngrößen getreten sind. Auffallend sind dabei die hohen Werte, die die Kernvolumina erreichen können. Bei älteren Tieren kommen wieder überwiegend niederpolyploide, aber eindeutige Kernklassen vor.

C) Gonaden.

Der Geschlechtsapparat der Lepismatiden ist verschiedentlich beschrieben worden (HEYMONS 1889, CHARLTON 1921, PERROT 1933, LINDSAY 1940, SAHRHAGE 1953 usw.). Da in den meisten der Fälle eine andere Art untersucht wurde und zum Teil auch Abweichungen in den Beschreibungen auftreten, lehnt sich folgende kurze Charakterisierung an WOODLAND (1957) an.

Der weibliche Genitalapparat besteht aus fünf Ovariolen auf jeder Seite, die kammförmig hintereinander angeordnet sind und mit einem langen Terminalfilum in der Leibeshöhle verankert sind. Durch ein kleines Zwischenstück münden die Ovariolen in den Eileiter. Die beiden Ovidukte vereinigen sich kurz vor der Mündung zu einer kurzen Vagina.

Der männliche Geschlechtsapparat ist aus drei Hodenpaaren auf jeder Seite zusammengesetzt, die hintereinander liegen. Die Hoden eines Paares münden etwa

auf gleicher Höhe durch ein kurzes Vas efferens in das Vas deferens. Dieses ist zunächst als dünner Schlauch ausgebildet, erweitert sich aber bald zu der Vesicula seminalis. Der daran anschließende Abschnitt ist wieder englumig und windet sich mehrmals in der Körperlängsachse. Der letzte Abschnitt ist sehr verdickt und macht kurz vor der Vereinigung mit dem Vas deferens der anderen Seite eine große, U-förmige Schleife.

Abb. 35. Gonadenanlage im 3. Larvenstadium mit diploider Mitose.

In den Eilarven liegen seitlich des Mitteldarms die Anlagen der Gonaden als eine Anhäufung kleiner, diploider Kerne, in denen in den folgenden Larvenstadien laufend diploide Mitosen auftreten (Abb. 35). Schon nach den ersten Larvenstadien unterscheiden sich die Hüllzellen deutlich von den Geschlechtszellen, auf Grund deren Anordnung sich lange Zeit vor der Geschlechtsreife das Geschlecht bestimmen läßt.

a) Weibliche Gonaden

Soweit die Oogenese selbst verfolgt wurde, treten hier keine Besonderheiten auf. Sie verläuft in der von PERROT (1933) für *Thermobia domestica* beschriebenen Weise.

Auffallend sind jedoch die Kernverhältnisse der Hüllepithelien. Im ersten Abschnitt des Germariums, in dem noch keine Differenzierung der Kerne in Keim- und Follikelzellen vorliegt, sind die Kerne gleichmäßig diploid und oval. Mit Annäherung an das Vitellarium nehmen einzelne Kerne an Volumen zu. Es sind die späteren Eikerne, deren Chromosomen anschließend die typischen Prophasestadien der Reifungsteilung durchmachen (Abb. 36a). Die unveränderten Kerne, die dazwischen liegen, stellen die Follikelkerne dar.

Im ersten Abschnitt des Vitellariums rücken die Follikelkerne an die Peripherie der Ovariole, die von einem dünnen Hüllepithel umgeben ist.

Die Kerne werden flach-elliptisch und umgeben als Hüllepithel die Eier. In dem Maße, in dem sich die Dottersubstanz einer Eizelle vermehrt, wächst auch das zugehörige Follikelepithel. Die Mehrzahl der Kerne macht Endomitosen durch, die zu Tetra- und Oktoploide führen. Daneben laufen diploide bis oktoploide, am häufigsten tetraploide Mitosen ab, die eine bedeutende Kernvermehrung zur Folge haben (Abb. 36b, c). Analwärts nimmt die Zahl der Endomitosen zu, normale Mitosen werden seltener.

Im letzten Ovariolenabschnitt kommt dieses Wachstum zum Stillstand. Das Epithel wird niedriger, die polyploiden Kerne breiten sich flach darin aus und nehmen sehr unregelmäßige lappige Formen an (Abb. 36d). Dadurch liegen in Schnittpräparaten Verzweigungsenden oft derart nebeneinander, daß sie den Anschein einer Kernverschmelzung oder einer Amitose erwecken.

Kurze Zeit, ehe das reife Ei die Ovariole verläßt, beginnt, vermutlich nach Abscheidung der Eihüllen, die Auflösung des Follikelepithels. Die Kernmembranen der Follikelkerne scheinen dabei örtlich die Chromozentren durchzulassen. Diese wandern

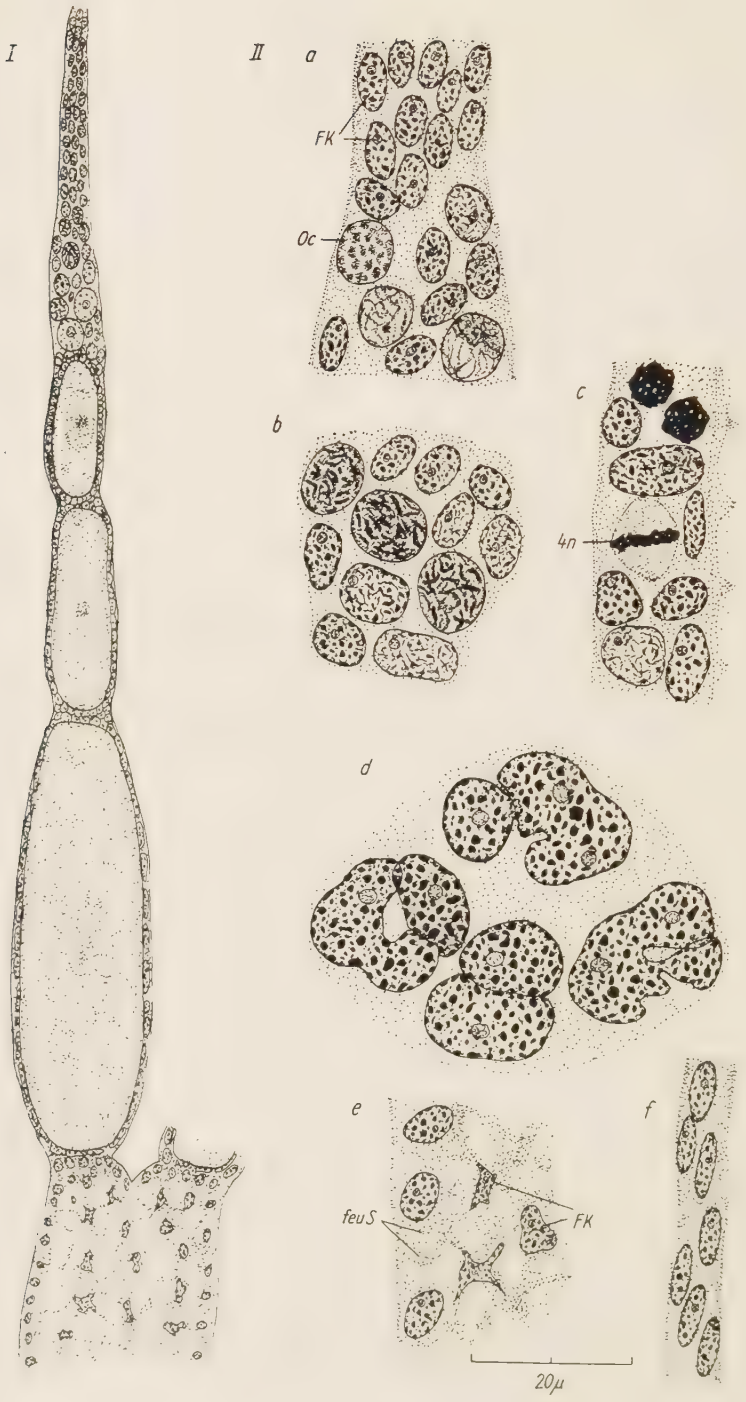

Abb. 36. I Ovariole, schematisch; II Follikelepithel in den entsprechenden Ovariolabschnitten: a) Germarium, b—d) Vitellarium, b, d) Aufsicht, c) längs, e) Auflösung der Follikelepithelkerne im Ovidukt, f) Ovidukt im Ruhezustand. feuS Feulgen-positive Substanz, FK Follikelepithelkerne, Oc Oocyten.

in das umgebende Plasma und gehen in eine diffuse, Feulgen-positive Substanz über (Abb. 36e). Nach einiger Zeit verschwindet diese wieder, vermutlich wird sie vom Epithel der Ovidukte resorbiert, dessen Plasma vorübergehend Feulgen-positive Einschlüsse enthält.

Die Ovidukte sind im Normalzustand sehr dünne, vom Fettkörper zusammengepreßte Schläuche mit unauffälligen Kernen (Abb. 36f). Beim Durchgang der Eier erweisen sie sich aber als außerordentlich dehnungsfähig. Die Kerne des Epithels der Vagina sind größtenteils diploid.

In die Genitalkammer mündet dorsal von der Vagina das Receptaculum seminis. Das Epithel des Receptaculums besteht aus hohen zylindrischen Zellen mit vorwiegend diploiden, wenigen tetra- bis oktoploiden Kernen (Abb. 37). Im apikalen Teil des Receptaculums tritt zuweilen eine verstärkte Sekretion auf, die Kerne werden teilweise pyknotisch und scheinen vom Epithelverband ausgestoßen zu werden.

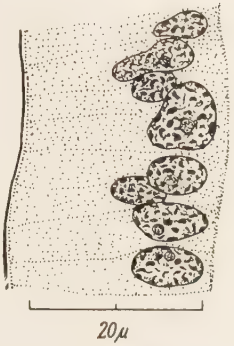

Abb. 37. Epithel des Receptaculum seminis.

b) Männliche Gonaden

α) Das Follikelepithel

In den Hoden sind die Epithelkerne der apikalen Follikel klein und unauffällig und vermehren sich durch diploide Mitosen (Abb. 38a). Im Gegensatz zu den Kernen der übrigen Gewebe ist hier aber das Chromatin der Ruhekerne nicht zu Chromozentren konzentriert, sondern liegt fein verteilt im Kern. Mit fortschreitende Entwicklung der Geschlechtskerne nimmt auch die Kerngröße in den Follikelepithelien zu. Endomitosen laufen ab und öfters lagern sich zwei bis drei Kerne zusammen, die zu verschmelzen scheinen. In den Follikelsepten enstehen vereinzelt hochpolyploide Metaphasenplatten, die aber nur selten zu normalen Mitosen führen, meistens wandern die Chromosomen ähnlich wie bei den pyknotischen Epidermiskernmitosen gruppenweise aus und degenerieren (Abb. 38b). Die Kerne des Vas efferens sind diploid bis tetraploid und liegen in einem zylindrischen Epithel regelmäßig angeordnet (Abb. 39a). Da die Chromozentren hier sehr deutlich ausgeprägt sind, kann mit einiger Sicherheit die Höhe des Polyploidiegrads durch ihre Chromozentrenzahl bestimmt werden. In der Vesicula seminalis und den erweiterten Teilen des Vas deferens ist die Mehrzahl der Kerne tetraploid. Auf Grund der flachen Gestalt erscheinen sie aber sehr groß (Abb. 39b).

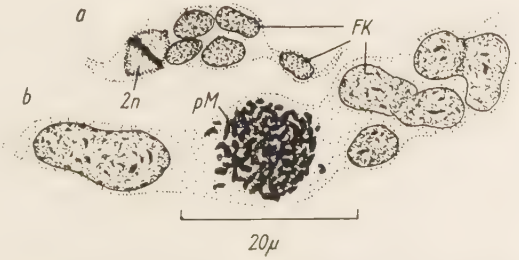

Abb. 38. Follikelepithel des Hodens: a) apikales Follikelepithel, b) Follikelepithel mit polyploider Metaphasenplatte (pM). FK Follikelepithelkerne.

β) Die Spermatogenese

Besonders eingehend wurden die Kernverhältnisse in der Spermatogenese untersucht, die einige Besonderheiten aufweist. In ihrem Verlauf folgt sie im wesentlichen der von PERROT (1933) für *Thermobia* gegebenen Beschreibung.

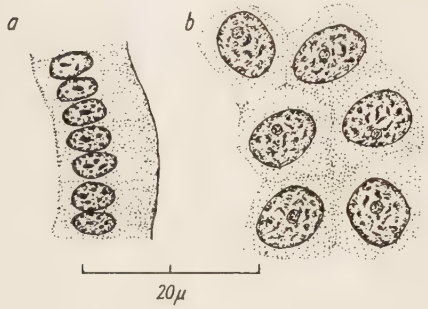

Abb. 39. a) Epithel des Vas efferens, längs; b) Epithel des Vas deferens, Aufsicht.

In den ersten Larvenstadien unterscheiden sich die Follikelepithelkerne noch nicht von den Geschlechtskernen (Abb. 35). Es laufen in den Gonadenanlagen zahlreiche diploide Mitosen ab, die sehr rasch zu einer Kernvermehrung führen. Die erste Sonderung in Geschlechts- und Hüllkerne ist daran zu erkennen, daß die inneren Kerne der Gonaden an Volumen zunehmen, sich abrunden, d. h. in den Hoden zu Spermatogonien werden. Diese heranwachsenden Kerne enthalten teilweise deutlich verkürzte Chromosomen, die darauf hinweisen, daß hier Endomitosen ablaufen. Im Endstadium dieser Vorgänge bleiben die Chromosomen allerdings etwas aufgelockert und nicht so stark konturiert sichtbar. Es entstehen dabei Bilder, die entfernt an Diakinesekerne erinnern. Sie enthalten aber zwei große, kräftig gefärbte Chromo-

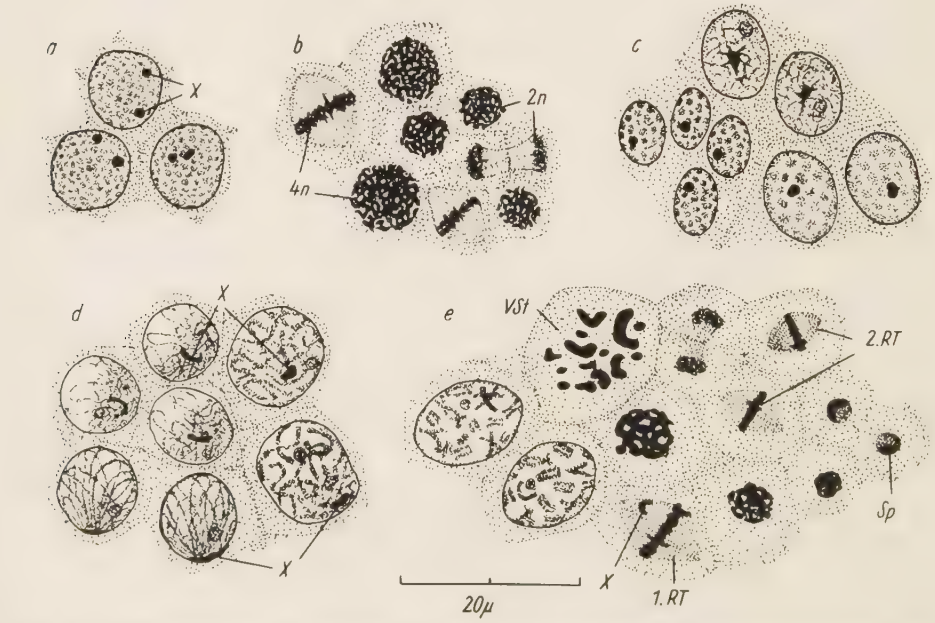

Abb. 40. Spermatogenese: a) tetraploide Spermatogonien mit 2 Heterochromosomen (X); b) Reduktions- (4n) und Äquationsteilungen (2n) der Spermatogonien, c, d) Prophasestadien der Spermatocyten 1. Ordnung, e) Diakinese und erste Reifungsteilung (1. RT), zweite Reifungsteilung (2. RT) und Umbildung der Spermatiden (Sp).

zentren (Abb. 40a). Da *Lepisma saccharina* dem Geschlechtstypus X-O angehört, wie der weitere Entwicklungsverlauf zeigt, handelt es sich bei den Heterochromosomen der Spermatogonien um zwei X-Chromosomen.

In älteren Larvenstadien sind die Follikelkerne deutlich durch Follikelepithelsepten voneinander getrennt. In den apikalen Follikeln laufen nunmehr Spermatogonienteilungen ab. Dabei treten zwei verschiedene Spindelgrößen auf, deren Volumina, wie aus den Messungen hervorgeht, sich wie zwei zu eins verhalten. In den größeren der Metaphasenplatten liegen etwa doppelt soviel Chromosomen wie in den kleineren; eine exakte Zahlenbestimmung ist hier jedoch infolge ihrer engen Lagerung nicht möglich (Abb. 40b). Die aus den großen Mitosen hervorgehenden Kerne teilen sich vermutlich ohne Ruhepause sofort wieder, da beide Teilungen in einem Follikel nebeneinander auftreten (Abb. 40b). Die hieraus entstehenden Kerne verhalten sich wie typische Spermatocyten erster Ordnung. Auf ein Interphasestadium folgt eine Wachstumsperiode, in der das Volumen stark zunimmt. Das Heterochromosom — es ist hier nur eines vorhanden — ist deutlich sichtbar (Abb. 40c).

Aus diesen verschiedenen Beobachtungen, daß Endomitosestadien in den sehr frühen Spermatogonien auftreten, daß in diesen anschließend heterochromatische X-Chromosomen paarig liegen, im Gegensatz zu den Spermatocyten erster Ordnung, die aus den zweiten Spermatogonienteilungen hervorgehen und nur ein Heterochromosom enthalten, ergibt sich die Annahme, daß hier tetraploide Spermatogonien vorliegen. Ein weiterer Hinweis liegt darin, daß zwei verschiedene Spindelgrößen auftreten, deren Volumina sich wie zwei zu eins verhalten und von denen die größeren genau den Spindeln tetraploider somatischer Mitosen entsprechen. Die Mitosen mit den großen Spindeln und der etwa doppelten Chromosomenzahl können demnach als Reduktionsteilungen aufgefaßt werden. Die kleineren Spindelfiguren, die den normalen diploiden Mitosen gleichen, stellen dann vermutlich Äquationsteilungen dar. Die darauf folgenden Prophasestadien zur ersten Reifungsteilung sind typisch ausgebildet (Abb. 40b). Während des Strepsitäns sind die Chromosomen wie üblich gepaart und zeigen Chiasmata. Unmittelbar vor dem Einrücken in die Metaphasenplatte liegen die Chromosomen als Tetraden in einer Ebene noch deutlich voneinander getrennt (Abb. 40d). Diese Phase wird anscheinend sehr schnell durchlaufen, da sie nur äußerst selten beobachtet wurde. In der Metaphasenplatte selbst liegen die Chromosomen sehr dicht, so daß bei den angewandten Methoden nur in diesem letzten Diakinesestadium eine einwandfreie Bestimmung der Chromosomenzahl möglich war. Es wurden dreizehn Bivalente und ein univalentes Chromosom festgestellt, d. h. im haploiden Satz beträgt die Chromosomenzahl $n = 13$, bzw. $n = 13+X$.

Bei der ersten Reifeteilung wandert stets ein einzelnes, U-förmiges Chromosom vor den übrigen an einen Pol voraus. Es erreicht schon die Polnähe, wenn die Chromosomen in der Metaphasenplatte auseinanderzuweichen beginnen. Dieses einzelne Chromosom ist das weibliche Geschlechtschromosom, für das die erste Reifeteilung also eine Präreduktion darstellt.

Unmittelbar im Anschluß daran läuft die zweite Reifeteilung als eine Äquationsteilung ab. Dabei kommen zwei verschiedene Spindelgrößen in etwa gleicher Anzahl vor. Bei den etwas größeren handelt es sich wohl um die Teilung der weiblich determinierenden Spermatiden mit X-Chromosomen. Diese wandern aber nicht mehr den andern voraus. Die Umwandlung in die Spermien, die anschließend stattfindet, wurde nicht weiter verfolgt.

IV. Diskussion der Ergebnisse

Das Gewebewachstum

Nach Geitler (s. Geitler 1953) und Risler (1954) gibt es drei verschiedene Arten larvalen Gewebewachstums: Das rein mitotische, das rein endomitotische und als Kombination dieser beiden das fakultiv endomitotische Wachstum. Auf Grund neuerer, noch nicht abgeschlossener Untersuchungen von H. Risler und der vorliegenden Arbeit erwies es sich als vorteilhaft, die Einteilung in etwas anderer Weise vorzunehmen. Es unterscheiden sich grundsätzlich zwei Wachstumsmöglichkeiten, die unter sich noch weiter aufgegliedert werden können: a) Die Zellen behalten ihre Teilungsfähigkeit, die Gewebe wachsen durch mitotische Vermehrung der Zellen selbst. b) Die Zellen der ausdifferenzierten, in Funktion befindlichen Gewebe teilen sich nicht mehr. Die Gewebe wachsen dann im weiteren Entwicklungsverlauf entweder durch e.P. ihrer Zellen oder aber es werden jeweils sich neu differenzierende Zellen von Bildungszellen her nachgeschoben. Im einzelnen ergeben sich folgende cytologische Vorgänge beim Wachstum:

a) Bei den Geweben, deren Wachstum sich durch die Vermehrung der Funktionszellen selbst vollzieht, lassen sich zwei Untergruppen unterscheiden:

α) Die Zellen teilen sich laufend mit diploider Chromosomenzahl. Charakteristisch für diesen Typ ist das Wachstum von Imaginalanlagen in den Larven holometaboler Insekten (Risler 1954, 1959). Bei *Lepisma* entsprechen diesem Typus bei den untersuchten Geweben nur die Anlagen der Geschlechtsorgane in den ersten sechs Larvenstadien.

β) Die Zellen teilen sich nur zu bestimmten Zeiten mit diploider bis polyploider Chromosomenzahl (Mitosenperioden). Bei früheren Untersuchungen an holo- wie an hemitabolen Insekten wurde wiederholt festgestellt, daß die Kernvermehrung in der Entwicklung fast ausschließlich in Mitosenperioden erfolgt, die streng an den Rhythmus der Häutungen gebunden sind (z. B. Kühn und Piepho 1936). Außer in der Larvenepidermis, in der sich der Häutungsrhythmus unmittelbar auswirkt, erfolgt auch in anderen Geweben die Kernvermehrung periodisch (Risler 1954; Lipp 1953). Bei *Lepisma* findet eine eindeutige rhythmische Kernvermehrung nur in der Epidermis statt, wenn man vom Mitteldarm absieht, dessen Wachstum sich auf andere Weise vollzieht und daher weiter unten gesondert besprochen werden soll. Neben diploiden kommen in der Epidermis auch tetra- bis oktoploide Mitosen vor, die aber offenbar in der Regel pyknotisch werden.

In den ersten drei Larvenstadien von *Lepisma* treten polyploide Mitosen in verschiedenen Geweben auf. Sie kommen in allen Darmepithelien, mit Ausnahme des Pharynx, Ösophagus und Mitteldarm vor, sowie im Fettkörper und im Follikelepithel der Gonaden. Eine Hauptmitosenperiode findet in diesen Geweben mit Ausnahme des Follikelepithels im dritten Larvenstadium statt. Während die meisten der Zellkerne nicht größer als tetraploid sind, kommen im Fettkörper zu diesem Zeitpunkt die für *Lepisma* höchstpolyploiden Mitosen mit 32fachem Chromosomensatz vor. Die häufig unregelmäßigen, in der Regel anfangs dreipoligen Spindelbildungen sind den von Eilers (1925), Lipp (1953) und Risler (1954) gefundenen mehrpoligen polyploiden Mitosen ähnlich. Sie führen jedoch bei *Lepisma* offensichtlich nicht zur Degeneration.

Auch die Zellen des Tracheensystems schließen sich der Mitosewelle im dritten Larvenstadium an. Sie werden später tetraploid und teilen sich allem Anschein nach nicht mehr.

Im späteren Verlauf der Entwicklung ist das Epithel des Ingluvies das einzige Gewebe, in dem zu bestimmten Zeiten besonders intensiven Wachstums, vor allem im siebenten und achten Larvenstadium, wieder gehäuft diploide, weniger dagegen tetraploide Mitosen ablaufen. Die Kerne der Epithelien im Proventrikel und in den vorderen Enddarmabschnitten verharren im wesentlichen auf dem Polyploidiegrad, den sie im dritten Larvenstadium erreicht haben. Die übrigen Gewebe dieser Gruppe gehen anschließend zu einer anderen Wachstumsart über (s. b, β).

b) Die Zellen teilen sich nach ihrer histologischen Differenzierung nicht mehr. Im Gegensatz zu den Zellverhältnissen in den oben besprochenen Geweben, verlieren die ausdifferenzierten Zellen dieser Gruppe ihre Teilungsfähigkeit mit der Aufnahme ihrer somatischen Funktion. Diese Gewebe können dabei auf drei verschiedene Arten wachsen:

Bei den ersten Möglichkeiten (α, β) werden Zellen durch Teilungen diploider, embryonal bleibender Kerne neu gebildet und während der Ausdifferenzierung in das Gewebe eingegliedert. Sie verlieren dabei ihre Teilungsfähigkeit.

α) Das Gewebe wächst durch Nachschieben neuer Zellen, die nach ihrer Ausdifferenzierung diploid bleiben. Diese Wachstumsart ist charakteristisch für das Nervengewebe. Die Nervenzellen wachsen zum Teil ohne Chromosomenvermehrung weiter heran (Geitler 1937). Auch das Nervengewebe von *Lepisma*, auf das in der vorliegenden Arbeit nicht näher eingegangen wurde, wächst allem Anschein nach in dieser Weise.

β) Das Gewebe wächst durch Nachschieben neuer Zellen, die durch e.P. wachsen können. Diese Art des Wachstums kommt in Muskeln und Labialdrüsen von der Eilarve an vor; in weiteren Geweben dagegen, die zunächst bis zum dritten Larvenstadium fakultativ endomitotisch im Sinne von a) β wachsen, erst im juvenilen Entwicklungsabschnitt. Die Vermehrung der Muskel- und Labialdrüsenkerne ist nicht an Teilungsperioden gebunden. In den jungen Larvenstadien sind aller-

dings Mitosen relativ häufig; sie werden im Laufe der Entwicklung immer seltener. Die neudifferenzierten Kerne machen anschließend Endomitosen durch, d. h. sie wachsen durch e.P. bis zu einem bestimmten, für das Gewebe typischen Polyploidiegrad heran. Sie werden z. B. die Muskelkerne in der Regel oktoploid, während die Drüsenkerne diploid bleiben oder höchstens tetraploid werden. Die Kernvermehrung der Epithelien des Pharynx und Ösophagus erfolgt ebenfalls durch diploide Mitosen, die im dritten Larvenstadium gehäuft auftreten. Die entstehenden Kerne machen anschließend Endomitosen durch. Auch in den Malpighigefäßen findet, mindestens vom vierten Larvenstadium an, ein Kernnachschub beim Wachstum statt, während die Kerne, die bereits in Funktion sind, zum großen Teil durch e.P. weiter wachsen. Sehr bezeichnend für diese Kerne ist es, daß sie nie größer werden als etwa 16-ploid; bei einer weiteren Größenzunahme degenerieren sie.

Der Mitteldarm, der auch zu dieser Gruppe von Geweben zu rechnen ist, bildet insofern eine Ausnahme, als hier die eigentlichen Epithelkerne periodisch abgestoßen werden. Die Regeneration, d. h. die Bereitstellung und Differenzierung von Kernen für den Aufbau eines neuen Epithels erfolgt auch nach dem Erreichen der Geschlechtsreife periodisch vor jeder Häutung. Die Mehrzahl der Kerne bleibt zwar diploid und wächst ohne Vermehrung der Chromosomensubstanz noch etwas heran, einige aber machen sofort im Anschluß an ihre Entstehung Endomitosen durch, noch ehe das Epithel seine Funktion aufgenommen hat. Die Sonderstellung des Mitteldarmes wird unten noch eingehender besprochen werden.

Auch Balg- und Schuppenbildungskerne gehören in diese Gruppe, da sie durch diploide Mitosen (differentielle Teilungen) aus den Schuppenstammkernen entstehen. Im weiteren Entwicklungsverlauf, d. h. bei nachfolgenden Häutungen, wachsen die Schuppenbildungskerne endomitotisch weiter, allerdings nur bis zu einem bestimmten Polyploidiegrad. Sie leiten damit zu der folgenden Gruppe von Geweben über.

γ) Die Gewebe wachsen ausschließlich durch endomitotische Polyploidisierung der Funktionszellen. Diese Art des Kernwachstums kommt bei den bisher untersuchten Insekten relativ häufig vor, z. B. in den Speicheldrüsen und ähnlichen Organen (s. Geitler 1953), in Tracheenendzellen, Muskeln, Malpighigefäßen und im Fettkörper von *Apis m.* (Risler 1954). Bei *Lepisma* tritt sie jedoch in reiner Form eigentlich bei keinem Gewebe auf. Die Kerne der Rectalpapillen vermehren sich im larvalen Abschnitt, vom ersten bis zum dritten Larvenstadium, noch mitotisch. Von der Mitosenperiode des dritten Larvenstadiums an wächst das Gewebe aber rein endomitotisch, wobei der Polyploidiegrad der Zellkerne laufend zunimmt. Auch die Fettkörperkerne wachsen in bestimmten Entwicklungsabschnitten endomitotisch, doch liegen hier durch die Bildung von Verschmelzungs- und Auflösungskernen besondere Verhältnisse vor, die für sich behandelt werden sollen.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß bei Lepisma von den dargelegten Möglichkeiten des Gewebewachstums bei Insekten das mitotische und das endomitotische Wachstum selten in reiner Form vorkommen. Sehr häufig ist dagegen das

fakultativ endomitotische Wachstum (a, β) und das Wachstum der Gewebe durch Nachschieben neuer Zellen, wobei die Funktionszellen durch e.P. wachsen können (b, β). Im Gegensatz zu den bisher bekannten Verhältnissen bei Pterygoten, ist die Kernvermehrung meist nicht an ausgeprägte rhythmische Mitosenperioden gebunden.

Cytologie der Schuppenbildung.

Die Entstehung der Schuppen, Borsten und Haare der Insekten aus verschieden differenzierten Zellen der Epidermis ist schon lange bekannt. Die differentiellen Zellteilungen (D.T.), die der Schuppenbildung vorangehen, und die Kernverhältnisse wurden durch die Arbeiten an *Vanessa urticae* von Köhler (1932), Köhler und Veldotto (1935, 1937) und an *Ephestia kühniella* von Stossberg (1937), Henke (1945, 1947) und Henke und Pohley (1952) geklärt. Zu ähnlichen Ergebnissen führten Untersuchungen der D.T. bei der Bildung der Borsten- und Haarbildungszellen, die sich mit den Schuppenbildungszellen homologisieren lassen (Schwenk 1947, Krumins 1952, Lipp 1953, Rönsch 1954).

Während sich die plasmatischen Differenzierungen der Schuppen bei *Lepisma* von den entsprechenden Vorgängen bei den Lepidopteren kaum unterscheiden, liegen hinsichtlich der D.T. einige Abweichungen vor (s. Abb. 41). Nach Stossberg (1937) sondert in der Flügelanlage von *Ephestia k.* eine erste D.T. eine Schuppenstammzelle I. Ordnung von einer Epithelstammzelle. Erstere teilt sich in einer zweiten D.T., deren Spindelachse senkrecht zur Oberfläche der Epidermis steht in eine Stammzelle II. Ordnung und eine degenerative Zelle. Aus einer dritten D.T., mit schräg stehender Spindel, gehen dann die beiden trichogenen Zellen, Schuppen- und Balgbildungszelle hervor.

Es ist anzunehmen, daß auch bei *Lepisma* die gleiche Anzahl von D.T. zu den Schuppenbildungsgruppen führen, wenn man voraussetzt, daß hier eine Differenzierung in Schuppen- und Epithelstammzelle schon im embryonalen Leben stattfindet (1. D.T.). Dies ist auf Grund der Kernverhältnisse in den Eilarven (s. S. 364) durchaus anzunehmen. Die kleinen stark chromatischen Kerne, die zwischen den eigentlichen Epidermiskernen liegen, treten im zweiten Larvenstadium als Schuppenstammzellen in Tätigkeit.

Der Unterschied zu den Verhältnissen bei den Schmetterlingen besteht darin, daß bei der zweiten D.T. nie eine degenerierende Zelle oder wie in den homologen Fällen der Borstenbildung eine Neben- oder Sinneszelle auftritt, sondern daß die eine Tochterzelle sofort zur Schuppenbildungszelle wird. Aus der zweiten Tochterzelle, der Schuppenstammzelle II. Ordnung, geht bei der folgenden D.T. eine neue Stammzelle I. Ordnung und eine Balgbildungszelle hervor. Während diese dritte D.T. abläuft, können die Schuppenbildungskerne schon eine Endomitose durchmachen. Die ersten fertigen Bildungsgruppen sind schon im zweiten Larvenstadium vorhanden, ohne daß eine Ausbildung von Schuppen erfolgt. Diese findet erst bei der dritten Larvenhäutung statt, bei der bereits tetra-, okto- und 16-ploide Schuppenbildungskerne auftreten. Schon vor der plasmatischen Differenzierung laufen dauernd Endo-

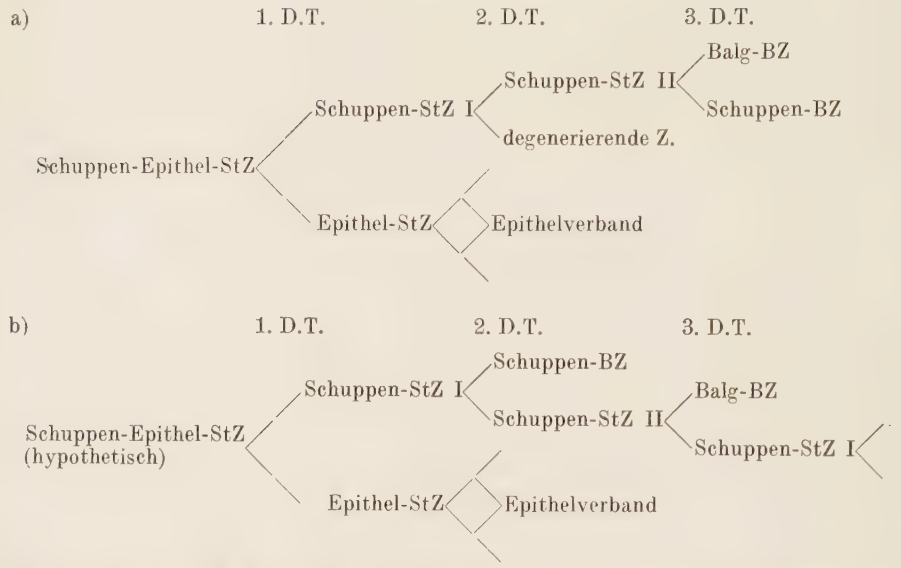

Abb. 41. a) Differentielle Kernteilungen bei der Schuppenentwicklung von *Ephestia kühniella* (nach STOSSBERG). b) Differentielle Kernteilungen bei der Schuppenentwicklung von *Lepisma saccharina*. BZ Bildungszelle, StZ Stammzelle, Z Zelle.

mitosen ab und bedingen so die Größendifferenzierung der Schuppen. Derartige Endomitoseschritte findet man in ähnlicher Weise auch bei den Schmetterlingen, ebenfalls vor der plasmatischen Ausdifferenzierung der Schuppen. Die zuerst entstandenen Schuppenbildungskerne wachsen bei jeder D.T.-Periode endomitotisch und bereiten so bei der hier nur einmaligen Schuppenbildung in der Puppe die entsprechenden Schuppengrößen vor. Bei *Lepsima* bleiben während der ersten Schuppenbildung die Balgbildungskerne in der Regel diploid. Eine weitere Polyploidisierung der Schuppenbildungskerne erfolgt im Laufe des weiteren Larvenwachstums im Zusammenhang mit den Häutungen.

Die Schuppen verhalten sich bei *Lepisma* eher wie die Haare und Borsten der Insektenlarven, die bei jeder Häutung aus denselben Bildungsgruppen neu aufgebaut werden (KRUMINS 1952). Die Bildung der wohl meist innervierten Borsten wurde bei *Lepisma* nicht untersucht. Möglicherweise liegen hier die Differenzierungsverhältnisse ähnlich wie bei den entsprechenden Bildungszellgruppen der Pterygoten.

Die Feststellung von KUNZE (1956), daß die Schuppenbildungskerne tetra- und nur bei älteren Tieren auch oktoploid sind, erscheint bei genauer Untersuchung als nicht ganz zutreffend. Die Ermittlung der Höhe des Polyploidiegrads der Kerne durch Auszählen der Chromozentren, wie es KUNZE getan hat, stößt bei den Schuppenbildungskernen, nach den hier gemachten Erfahrungen und bei den angewandten Methoden auf besondere Schwierigkeiten, da diese in der Phase der Schuppenbildung, in der die Kerne ihre maximale Größe erreichen, sehr klein und kaum ausgeprägt sind. Die Messung der Kernvolumina dagegen ergab klare Verdopplungswerte der Kern-

größen (s. S. 369), so daß daraus wohl mit einiger Sicherheit auf einen Polyploidiegrad von dip loiden bis 32-ploiden Schuppenbildungskernen geschlossen werden kann.

Der Vergleich der gefundenen Kerngrößenklassen mit den Schuppengrößen bestätigte die Vermutung, daß zwischen den beiden ein engerer Zusammenhang besteht. Aus den Untersuchungen von Kunze, der zwischen den drei Schuppenformtypen, der auf Grund der Vergleiche der Häufigkeit ihres Vorkommens mit dem Längen-Breiten-Quotient, bzw. der Länge-Breiten-Differenz ermittelte, und dem Polyploidiegrad der Schuppenbildungskerne keine Beziehung fand, und den hier gemachten Beobachtungen geht eindeutig hervor, daß zwar nicht die Form, wohl aber die Größe der Schuppen vom Polyploidiegrad des Bildungskerns bestimmt wird.

Diese Ergebnisse zeigen durchaus Parallelen mit den bei den Lepidopteren gefundenen Verhältnissen (Henke 1946, Henke und Mertz 1941), bei denen die verschiedenen Schuppentypen, die auch Ausdruck der Schuppengrößen sind, aus den entsprechenden Kerngrößenklassen der Schuppenbildungskerne hervorgehen.

Das Verhalten der Kerne in den Häutungsperioden.

a) Epidermis

Sehr auffallend ist es, daß sich bei *Lepisma* an der Gestalt und Struktur der Epidermiskerne deutlich eine „Funktionsphase" von einem Ruhezustand unterscheiden läßt. Solange die Kerne im Stadium der Häutung abgekugelt sind, laufen alle wesentlichen Wachstumsfunktionen wie Kernteilungen, Endomitosen, Differenzierung, Schuppenbildung und Häutung ab. In den Ruheperioden zwischen den Häutungen dagegen wandeln sich die Kerne in ihrem Aussehen sehr stark. Sie nehmen unregelmäßige Formen an und breiten sich innerhalb des Epithels flach aus. Ganz entsprechende Veränderungen machen die Schuppenbildungskerne durch. Ihre ursprüngliche Form wird dabei so sehr verwischt, daß sie nur noch an einem diffusen, Feulgen-positiven Plasmabereich zu erkennen sind. Vor jeder Häutung aber treten sie unter Abrundung wieder deutlich hervor. Das Wachstum geht also in diesem Rahmen periodisch vor sich. Allerdings besteht kein ursächlicher Zusammenhang zwischen Wachstum und Häutung. Dies zeigte sich deutlich bei den künstlich induzierten postimaginalen Häutungen, bei denen kein Wachstum mehr erfolgt. Vielmehr scheint hier, vor allem in älteren Stadien, ein Regenerationsbedürfnis den Häutungsanstoß zu geben, da durch Entfernen der Schuppen Häutungen eingeleitet werden können. Mitosen sind bei *Lepisma* außerdem nicht auf die Zeit vor der Häutung beschränkt, wie es bei vielen Holometabolen mit einer der Häutung vorausgehender Mitosenperiode der Fall ist (s. Weber 1954), sondern die meisten der Epidermiskernmitosen finden erst statt, nachdem die Exuvialflüssigkeit und die neue Cuticula bereits abgeschieden sind, die Kerne aber noch ihre kugelige Gestalt haben. Die schwach sklerotisierte Cuticula ist offenbar so dehnungsfähig, daß sie einem Gewebewachstum in gewissen Grenzen innerhalb der Häutungsintervalle kein Hindernis entgegensetzt.

b) Übrige Gewebe

Die einzige Mitosenperiode, die beinahe alle Gewebe erfaßt, läuft im dritten Larvenstadium ab. Sie zieht sich über mehrere Tage hin und steht offensichtlich nicht in Zusammenhang mit der Häutung. Die hier stattfindenden Umbau- und Differenzierungsvorgänge erwecken den Eindruck, daß die vorhergehende Entwicklungsphase, die als „larval" bezeichnet wurde, eigentlich als ein Teil der Embryonalentwicklung anzusehen ist. Auch das Verhalten der jungen Larven spricht für eine solche Auffassung.

Alle weiteren Wachstumserscheinungen, z. B. im Fettkörper erfolgen zwar jeweils in bestimmten Zeitabschnitten, sie werden jedoch nicht von den Häutungen beeinflußt.

Eine Ausnahme bildet das Mitteldarmepithel. In ihm, als einzigem Gewebe von *Lepisma*, erfolgt vom dritten Larvenstadium an periodisch vor jeder Häutung eine diploide Kernvermehrung. Sie wird vom Zerfall des alten Epithels begleitet. Die Epithelregeneration, die mit einer totalen, simultanen Degenerierung der Kerne verbunden ist, kommt bei den bisher untersuchten Apterygoten öfters vor (s. Paclt 1956). Während bei den Collembolen das Epithel im allgemeinen als Ganzes abgestoßen wird (Boelitz 1933), werden bei *Prämachilis littoralis* (Argilas 1941 cit. nach Paclt 1956) und *Lepisma s.*, den einzigen, bis jetzt untersuchten Thysanuren die Zellreste mit den pyknotischen Kernen in Form einer holokrinen Sekretion in das Lumen abgestoßen.

Die Erneuerung des Mitteldarmepithels ist auch bei den Pterygoten weit verbreitet (s. Weber 1954), wobei die Entstehung der neuen Kerne stets von diploiden Regenerationszellen ausgeht. Die Regeneration erfolgt aber in vielen Fällen nicht periodisch, sondern geht allmählich vor sich.

Kernverschmelzung und Amitose.

Ganz abweichend von den bisher bekannten Fällen verhalten sich die Kerne des Fettkörpers. Während polyploide Kerne im Fettkörper bei Insekten weit verbreitet sind — so fanden z. B. Oksala (1931) bei Odonaten tetraploide Kerne, Geitler (1941) bei Heteropteren und Schmetterlingen und Risler (1950) bei *Ptychopoda seriata* tetra- und oktoploide Kerne und 1954 bei Bienenlarven polyploide Fettkörperkerne — wurden Kernverschmelzungen in diesem Bereich nur selten beobachtet. Hufnagel (1918) beschreibt, daß im Fettkörper von *Hyponomeuta* in bestimmten Stadien ab und zu ein Kernpaar verschmilzt. Eine ähnliche Beobachtung machte Eilers (1925) im imaginalen Fettkörper von *Melasoma*, in dem Kerne eines bestimmten Bezirkes aufeinander zu wandern und miteinander verschmelzen. Nie aber scheint es zur Bildung solch großer Kerne wie bei *Lepisma* zu kommen, die ihr größtes Ausmaß mit Abschluß der juvenilen Entwicklung unmittelbar vor der Geschlechtsreife erreichen (s. S. 387).

Sehr auffallend ist die anschließende Auflösung dieser Verschmelzungskerne, ein Vorgang, der von den üblichen Amitosen erheblich abweicht. Unter Umständen vergleichbare Fälle einer Kernfragmentation, bei denen lappige Auswüchse von Kernen in ungleiche Stücke zerfallen, wurden an Tieren nur bei pathologischen Veränderungen der Gewebe festgestellt (s. Ries-Gersch 1953). Im Fettkörper von *Lepisma* stellt jedoch die Kernfragmentation in Gestalt einer Auflösung großer Verschmelzungskerne und der Neubildung kleiner Kerne eine regelmäßige Entwicklungserscheinung dar. Pyknosen wurden dabei nicht beobachtet.

Die Vermutung, daß etwa ein Teil der Kerne in bestimmten Stadien durch große Reservestoffeinschlüsse im Fettkörper auseinandergedrängt werden, die Kerne so unregelmäßige Formen annehmen, wie sie z. B. Eilers (1925) im Fettkörper von *Melasoma* beschreibt, daß sie schließlich in Einzelkörper zerlegt erscheinen, während sie in anderen Stadien zu großen Kernen konzentriert sind, wird durch eine genaue Beobachtung der Vorgänge ausgeschlossen (s. S. 387). Diese Kernfragmentation ist besonders auffallend beim Übergang vom juvenilen Abschnitt der Tiere zur Geschlechtsreife, kommt aber auch schon in früheren Stadien vor. Im imaginalen Fettkörper verändern sich die Kernverhältnisse nur noch unwesentlich, jedoch können Endomitosen zu erneutem Kernwachstum führen.

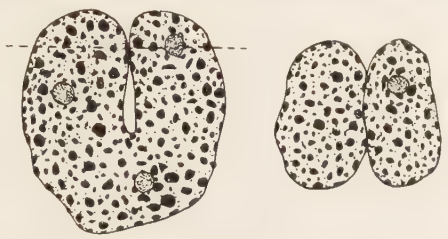

Abb. 42. Follikelepithelkerne des letzten Ovariolenabschnitts, schematisch.

I. Fischer (1935) hat im Follikelepithel der Läuse und Federlinge neben typischen Verdopplungsreihen der Kernvolumina, die auf Polyploidisierung hinweisen, auch Amitosen beschrieben. Bei *Lepisma* treten im letzten Abschnitt der Ovariolen zu bestimmten Zeiten im Follikelepithel Kernbilder auf, die ganz ähnlich wie die dort gezeigten Kerne aussehen. Die Untersuchung hat aber gezeigt, daß hier keine Amitosen vorliegen, sondern daß die polyploiden Kerne unregelmäßige, meist wurstförmige Gestalt annehmen, sich dann krümmen und ihre beiden Enden zusammenlegen (Abb. 42). Dadurch können Amitosen vorgetäuscht werden (Abb. 36d).

Kunze (1956) hält es für möglich, daß in den Malpihgigefäßen von *Forbicina germanica* Amitosen als einfache Durchschnürung polyploider Kerne stattfindet. Ähnliche Kernbilder treten auch vereinzelt in den Malpighigefäßen älterer *Lepismen* auf. Ob es sich bei diesen um Amitosen handelt, erscheint noch fraglich.

Feulgen-positive Einschlüsse im Plasma.

Sehr eigenartig ist bei *Lepisma* das relativ häufige Auftreten Feulgen-positiver Substanz im Plasma zahlreicher Gewebe. Derartige Einschlüsse erscheinen periodisch in der Epidermis, den Salivarialdrüsen und bei älteren Tieren im Ingluvies, Proventrikel und Enddarm in ziemlich engumgrenzten Bezirken.

Eine ähnliche Erscheinung ist bisher bei anderen Insekten nur vereinzelt beobachtet worden. So fand Hufnagel (1918) in der Epidermis von *Hyponomeuta* Kerne, die vor jeder Larven- und besonders vor der Puppenhäutung chromatinhaltige Substanzen ausscheiden. Ist die Chromatinmasse größer als die der Kerne, dann wird sie als Phagozytosestadium aufgefaßt. Besteht sie aus einer oder mehreren Kugeln, dann soll es sich um eine Reinigung der Kerne handeln. Ebenso fand Perez (1910) im Fettkörper von Musciden chromatinhaltige Substanzen, die er als „Pseudonulei" bezeichnet und als Uratkonkretionen deutet. Ob es sich bei *Lepisma* bei den im Plasma der betreffenden Gewebe gefundenen Feulgen-positiven Einschlüssen um eine ähnliche Erscheinung handelt, läßt sich allerdings an Hand dieser Angaben nicht eindeutig klären.

Nach neueren Untersuchungen findet sich Desoxyribosenukleinsäure (DNS) nur im Plasma von Zellen mit degenerierenden Kernen (s. Brachet 1957). Bei den hier genannten Fällen konnte jedoch nie, ausgenommen in der Epidermis, in der die Feulgen-positive Substanz möglicherweise von Pyknosen stammt (s. S. 367), eine Degeneration der betreffenden Kerne beobachtet werden. Die Kerne erschienen in der Regel nur deutlich chromatinärmer als die übrigen Kerne des gleichen Gewebes.

Eine eindeutige Beantwortung dieser Frage, ob also diese Substanz im Plasma tatsächlich DNS darstellt und ob sie aus den Kernen stammt, war mit den hier angewandten Methoden nicht möglich.

Polyploide Spermatogonien.

Beobachtungen über das Vorkommen polyploider Spermatogonien bei Insekten wurden bis jetzt nur bei Collembolen gemacht. Tuzet und Manier (1956) stellten bei einigen Arten oktoploide Spermatogonien fest. Nach ihrer Auffassung entstehen im Laufe von drei Reduktionsteilungen und einer Äquationsteilung sechzehn haploide Spermatiden. Von Saure und Brummer-Korvenkontio (1958) wurden allerdings diese oktoploiden Kerne als Follikelepithelkerne gedeutet. Nachdem nun aber bei *Lepisma* auf Grund der Seite 395 geschilderten Beobachtungen die berechtigte Annahme besteht, daß die Spermatogonien hier tatsächlich tetraploide Stadien durchlaufen, gewinnen die Untersuchungen von Tuzet und Manier an Bedeutung. Bei *Thermobia* liegen möglicherweise ähnliche Verhältnisse vor. Perrot (1933) beschreibt, ohne allerdings näher darauf einzugehen, Spermatogonien, die im Laufe der Teilungen an Größe abnehmen.

Die Chromosomenzahl.

Bei *Lepisma saccharina* wurde in den vorliegenden Untersuchungen die Chromosomenzahl im haploiden Satz n = 13, bzw. n = 13 + X festgestellt. Nach den Angaben von Itoh (1933) soll *Lepisma saccharina* — wobei allerdings die Richtigkeit der Species von Makino (1951) in Frage gestellt wird — im haploiden Satz n = 29 Chro-

mosomen besitzen (X—O). Möglicherweise wurden von ihm eine andere Art oder eine tetraploide Mutante untersucht.

Perrot (1933) beschreibt bei *Thermobia domestica* 16 Autosomen und ein aus $X_1 X_2$ zusammengesetztes Heterochromosom, also einen multiplen Geschlechtschromosomentyp. Daß dies bei *Lepisma* nicht der Fall ist, zeigt die erste Reifeteilung der Spermatocyten, in der das X-Chromosom, ganz anders als bei *Thermobia*, als einheitlicher Körper präreduktionell an einen Pol vorauswandert.

Die zwei verschiedenen Spindelgrößen bei der zweiten Reifeteilung entstehen wohl durch den Besitz oder das Fehlen der X-Chromosomen in den betreffenden Spermatiden. Geitler (1939) fand auch in der Spermatogenese von Heteropteren, daß dort die Spindeln der Spermatiden mit den X-Chromosomen größer sind.

V. Zusammenfassung

1. Das Verhalten verschiedener Gewebe während des postembryonalen Wachstums von *Lepisma saccharina* wird beschrieben. Verhältnismäßig selten erfolgt das Gewebewachstum rein mitotisch (Gonadenanlagen bis zum sechsten Larvenstadium) und rein endomitotisch (Rectalpapillen vom dritten Larvenstadium an). In den übrigen untersuchten Geweben liegt eine Kombination beider Wachstumsmöglichkeiten vor, d. h. die Zellen werden entweder polyploid und können sich weiterteilen (ektodermale Teile des Darmtrakts, Malpighigefäße, Fettkörper, Follikelepithel), stellen aber teilweise im Verlaufe der Entwicklung die Mitosentätigkeit ganz ein (Fettkörper, Enddarm, Follikelepithel), oder aber sie wachsen durch laufende oder schubweise Eingliederung neu differenzierter Zellen, die sich selbst nicht mehr teilen, aber endomitotisch polyploid werden können (Muskeln, Labialdrüsen, Malpighigefäße vom dritten Larvenstadium an, Schuppenbildungszellen, Mitteldarm).

2. Die Schuppen entstehen aus Bildungszellgruppen, die aus einer Schuppenbildungszelle und einer Balgbildungszelle bestehen. Die Größe der Schuppen hängt vom Polyploidiegrad der Schuppenbildungszelle ab. Die Differenzierung der Bildungszellen geht in ähnlicher Weise vor sich wie bei den Schmetterlingen. Allerdings wird hier in einer schräg stehenden D.T. sofort eine Schuppenbildungszelle von einer Stammzelle II. Ordnung gesondert, die ihrerseits in einer weiteren D.T. die Balgbildungszelle und eine neue Stammzelle I. Ordnung voneinander trennt. Diese bleibt am Grund des Epithels liegen und tritt bei der Differenzierung späterer Schuppenbildungsgruppen wiederum in Tätigkeit. Die Schuppenbildungszelle macht meist schon während des zweiten Mitoseschrittes eine Endomitose durch und kann entweder vor der plasmatischen Differenzierung oder im Laufe folgender Häutungen endomitotisch weiterwachsen.

3. Die Häutungen stehen nicht mit dem Wachstum in ursächlichem Zusammenhang. Postimaginale Häutungen können ohne jedes Wachstum erfolgen und werden durch Schuppenverlust ausgelöst (Regeneration). Die eigentlichen Epidermiskerne

und die Schuppenbildungskerne treten jeweils nur während der Häutung in kugeliger bis ellipsoider Gestalt in Erscheinung. Mitosen und Endomitosen wurden nur zu diesem Zeitpunkt beobachtet. In den Häutungsintervallen sind die Kerne unregelmäßig geformt und liegen flach im Epithel (Epidermiskerne). Die Schuppenbildungskerne sind zu dieser Zeit nur an dem Feulgen-positiven Verhalten bestimmter Plasmabereiche zu erkennen.

4. Das Mitteldarmepithel wird periodisch vor jeder Häutung regeneriert, wobei die pyknotischen alten Epithelkerne mit Zellresten ins Lumen wandern. Währenddessen teilen sich die Kerne der Regenerationsnester, die der Basalmembran aufliegen und liefern so die Zellen für den Neuaufbau des Epithels.

5. Im Fettkörper, der zunächst fakultativ endomitotisch wächst, verschmelzen vom dritten Larvenstudium an große polyploide Zellkerne miteinander und zerfallen wieder, vor allem unmittelbar vor der Geschlechtsreife (etwa 9. Larvenstadium), in kleine Teilkerne ohne mitotische Erscheinungen. Sie gehen nicht zugrunde, sondern können wieder Endomitosen durchmachen.

6. Während der Spermatogenese werden die Spermatogonien vor der Meiose tetraploid und machen eine prämeiotische Reduktion durch. In den Spermatocyten werden n = 13 + X Chromosomen (X—O) festgestellt. Das Geschlechtschromosom wird in den Spermatogonien heterochromatisch und tritt in der tetraploiden Phase als Paar auf. Während der ersten Reifungsteilung wandert das X-Chromosom an einen der beiden Pole. Die Spindelvolumina sind bei der zweiten Spermatocytenteilung entsprechend der Verteilung der X-Chromosomen verschieden groß.

VI. Literatur

Abercrombie, W. F. (1936), Studies on cell numbre and the progression factor in the growth of *Japanese Beetle* larvae. J. Morphol. **59**.

Alfieri, A. (1932), Les Thysanures d'Egypte et le cycle évolutif de *Thermobia aegyptica*. Bull. Soc. R. Ent. Egypte. **16**, 3.

Baer, H. (1912), Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren. Jenaer Z. Naturwiss. **48**.

Bauer, H. (1935), Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus* Th. Z. Zellforsch. **23**.

— (1938), Die polyploide Natur der Riesenchromosomen. Naturwiss. **26**.

Berger, C. A. (1936), Observation on the relation between salivary gland chromosomes and multiple chromosome complexes. Proc. nat. Akad. Sci. USA, **22**.

— (1937), Additional evidence of repeated chromosome division without mitotic activity. Amer. Natural., **71**.

— (1938), Multiplication and reduction of somatic chromosome groups as a regular developmental process in the mosquito, *Culex pipiens*. Publ. Carnegie-Inst. Nr. 496.

Bödewadt, G. H. (1951), Untersuchungen über das Zellteilungsgeschehen in der Entwicklung der Flügelanlagen von Kleinschmetterlingen. Biol. Zbl. **70**.

Boelitz, E. (1933), Beiträge zur Anatomie und Histologie der Collembolen. Zool. Jb. Anat. **57**.

Bogojawlensky, K. S. (1935), Studien über Zellengröße und Zellenwachstum. Z. Zellforsch. **22**.

Brachet, J. (1957), Biochemical Cytology. Academic Press. New York.

Braun, M. (1912), Das Mitteldarmepithel der Insekten während der Häutung. Z. wiss. Zool. **103**.

Bruntz, (1908), Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanures.: Arch. Zool. exp. gen. **39**.

Bucher, O. und R. Klöti (1955), Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen. Z. Zellforsch. Abt. A. **42**.

Buchner, P. (1957), Endosymbiosestudien an Schildläusen. VI Die nicht in Symbiose lebende Gattung *Apiomorpha* und ihre ungewöhnliche Embryonalentwicklung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **46**.

Bungenberg de Jong, C. M. (1956), Polyploidy in animals s. Bibliogr. genet. XVII.

Bushnell, R. J (1937), The development and metamorhposis of the mid-intestinal epithelium of *Acanthos cellides obtectus*. J. Morphol. **60**.

Charlton, H. H. (1921), The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. J. Morphol. **35**.

Chaudonneret, M. J. (1950), La morphologie céphalique de *Thermobia domestica*, insecte aptérygote thysanoure. Ann. Sci. Nat. Zool. **11**e sér. XII.

Crome, J. (1955), Untersuchungen über den Feuchtigkeitssinn von *Lepisma sacch.* Dtsch. ent. Z. N. F. **2**.

Deegener, P. (1904), Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jb. Anat. **20**.

Eidmann, H. (1922), Morphologische und physiologische Untersuchungen am Kaumagen von *Periplaneta orientalis*. Z. wiss. Zool. **122**.

— (1924), Untersuchungen über den Mechanismus der Häutung der Insekten. Arch. mikr. Anat. und Entw. mech. **102**.

Eilers, W. (1925), Somatische Kernteilungen bei Coleopteren. Z. wiss. Biol. Abt. B. **2**.

Escherich, K. (1905), Das System der Lepismatiden. Zoologica, H. 43.

Evenius, J. und C. Evenius (1925), Kryptenzellen und Epithelregeneration im Mitteldarm der Honigbiene *Apis mellifica* L. Zool. Anz. **62**.

Fahlander, H. (1939), Die Segmentalorgane der Diplopoda, Symphyla und Insecta apterygota. Zool. Bidr. Uppsala **18**.

Faussek, V. (1887), Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Z. wiss. Zool. **45**.

Fischer, I. (1933), Über den Wachstumsrhythmus des Follikelepithels der Läuse und Federlinge und seine Beziehungen zum Arbeitsrhythmus der Zelle. Z. Zellforsch. **23**.

Frenzel, J. (1886), Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. mikr. Anat. **26**.

Gatenby, J. B. and Mukerji (1930), The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. Quart. J. mikrosc. Sci. **73**.

Geitler, L. (1937), Die Analyse des Kernbaus und der Kernteilung der Wasserläufer *Gerris lacustris* und *Gerris lateralis* und die Somadifferenzierung. Z. Zellforsch. **56**.

— (1938), Über den Bau des Ruhekerns mit besonderer Berücksichtigung der Heteropteren und Dipteren. Biol. Zbl. **58**.

— (1939a), Grundriß der Cytologie. Berlin.

— (1939b), Die Entstehung der polyploiden Somakerne durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma 1.

— (1939c), Das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. Chromosoma 1.

— (1940), Neue Ergebnisse und Probleme auf dem Gebiet des Chromosomenbaus. Naturwiss. **28**.

— (1943), Zur Kenntnis des Kern- und Chromosomenbaus der Heuschrecken und Wanzen. Chromosoma 2.

— (1953), Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia, Handb. d. Protoplasmaforsch. Wien.

Goldschmidt, E. (1952), Multiple sex chromosome mechanism and polyploidy in animals. J. Genetics **51**.

Grasse, P. P. (1949), Traité de Zoologie, Tome IX, Paris.

Gresson, R. A. R. (1935), The cytology of the mid-gut and hepatic caeca of *Periplaneta orientalis*. Quart. J. microsc. Sci. **77**.

Heitz, E. (1951), Kleine Beiträge zur Zellenlehre. IV. Über Großkerne bei Collembolen Zool Anz. **146**.

Heitz, E. (1953), Über intraindividuale Polyploidie. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **28**.

Henke, K. und J. Mertz (1941), Über die Kerngrößenunterschiede der Mehlmotte und ihre Beziehungen zur Größendifferenzierung der Schuppen. Biol. Zbl. **61**.

Henke, K. (1945), Über die Größenbeziehungen von Schuppe und Balg auf dem Flügel der Mehlmotte *Ephestia k.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen (Math.-Phys. Kl.).

— (1946), Über die verschiedenen Zellteilungsvorgänge in der Entwicklung des beschuppten Flügelepithels der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Biol. Zbl. **65**.

— (1947), Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung. Naturwiss. **34**.

— (1948), Über Ordnungsvorgänge in der Spätentwicklung der Insekten. Rev. Suisse Zool. **55**.

— (1952), Differentielle Zellteilungen und Polyploidie bei der Schuppenbildung der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Z. Naturforsch. 7b.

Herrmann, E. (1921), Über besondere Zellelemente im Fettkörper der Fliege. Zool. Anz. **52**.

Hertwig, G. (1939), Abweichungen von dem Verdopplungswachstum der Zellkerne und ihre Deutung. Anat. Anz. Erg. Heft 87.

Heymons, R. (1897), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Z. wiss. Zool. **62**.

Hintzsche, E. (1945), Statistische Probleme aus der Kerngrößenforschung. Experientia **1**.

Hufnagel, A. (1918), Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lepidoptère. Arch. Zool. exp. gén. **57**.

Itoh, H. (1933), Chromosomes of a species of *Lepisma*. Zool. Mag. **45**.

Jacobj, W. (1925), Über das rhythmische Wachstum der Zellen durch Verdopplung ihres Volumens. Arch. Entw. mech. **106**.

Kater, Mc. A. (1951), Amitosis II. Bot. Rev. **17**.

Kaufmann, B. P. (1934), Somatic mitosis of *Drosophila melanogaster*. J. Morphol. **56**.

Köhler, W. und W. Feldotto, (1937) Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Farbe, Form und Struktur der Schuppen von *Vanessa urticae* und ihre gegenseitigen Beziehungen. Roux'Arch. **136**.

Krumins, R. (1952), Die Borstenbildung bei der Wachsmotte *Galleria mellonella*. Biol. Zbl. **71**.

Kreuscher, A. (1922), Der Fettkörper und Oenocyten von *Dytiscus marg.* Z. wiss. Zool. **119**.

Kühn, A. und K. Henke (1932), Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. N. F. **15** (H. 2).

— und H. Piepho (1936), Über hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. 2a.

— (1941), Zur Entwicklungsphysiologie der Schmetterlingsschuppen. Biol. Zbl. **61**.

Kunze, K. F. (1956), Die intraindividuale Polyploidie bei Machiliden und Lepismatiden (Thysanura, Insecta). Dissertation Frankfurt, unveröffentlicht.

Laibach, E. (1952), *Lepisma saccharina* L., das Silberfischchen. Z. Hyg. und Schädlingsbekämpfung 40. Jg.

Lewis, W. H. (1948), Mitosis and cell size. Anat. Rec. **100**.

Lindsay, E. (1940), The biology of the Silverfish *Ctenolepisma longicaudata* Esch. with particular reference to its feeding habits. Proc. zool. Soc. Victoria **52**.

Lipp, Chr. (1953), Der Formwechsel der Chromosomen in Mitose, Endomitose und Pseudoendomitose bei *Corixa punctata*. Naturwiss. **40**.

— (1953b), Über Kernwachstum, Endomitosen und Funktionszyklen in den trichogenen Zellen von *Corixa punctata*. Chromosoma **5**.

— (1955), Beitrag zur somatischen Cytologie der Schmetterlinge. Chromosoma **7**.

— (1957), Die Bedeutung differentieller Zellteilungen bei der Entstehung des Schuppenmusters auf dem Flügel von *Pieris brassicae*. Biol. Zbl. **76**.

Lorkowics, Z. (1949), Chromosomenvervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl. Rev. Suisse Zool. **56**.

Makino, S. (1951), An Atlas of Chromosome Numbers in Animals. 2. Aufl. Ames, Iowa, 1951.

Merriam, R. W. and H. Ris (1954), Size and DNA content of nuclei in various tissues of male and female and worker honeybees Chromosoma **6**.

Meyer, A. E. (1932), Über die Helligkeitsreaktionen bei *Lepisma sacch.* L. Z. wiss. Zool. Abt. A **142**.

Mohr, E. (1923), Biologisches über *Lepisma sacch.* Zool. Anz. **56**.

Morita, H. (1926), Some observations on the silverfish, *Lepisma saccharina.* Proc. Haw. ent. Soc. **6**.

Mukerji, R. W. (1929), Effect of x-radiation on the spermatogenesis of *Lepisma domestica.* Proc. R. Soc. London **105**.

Murray, F. V. and O. W. Tiegs (1935), The metamorphosis of *Calandra oryzae.* Quart. J. Microsc. Sci. **77**.

Nath, V. and P. Mohan (1929), Studies on the origin of yolk. IV. Oogenesis of *Periplaneta americana.* J. Morphol. **48**.

Oksala, T. (1943), Zytologische Studien an Odonaten. I. Chromosomenverhältnisse bei der Gattung *Aeschna.* II. Die Entstehung der meiotischen Präkozität (1944). Ann. Acad. Sci. Fennicae A **IV**.

— (1939), Über die Tetraploidie im Binde- und Fettgewebe bei den Odonaten. Hereditas (Lund) **25**.

Oudemans, J. T. (1889), Über die Abdominalanhänge einer Lepismatide (*Thermophila furnorum* Rovelli). Zool. Anz. **12**.

Paclt, J. (1956), Biologie der primär flügellosen Insekten. Fischer-Verlag Jena.

Perez, Chr. (1910), Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides. Arch. Zool. exp. gén. 5e ser.

Perrot, J. L. (1933), La spermatogénèse et l'ovogénèse de *Lepisma* (*Thermobia*) *domestica.* Z. Zellforsch. Abt. B. **18**.

Pflugfelder, O. (1947), Über Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. Biol. Zbl. **66**.

Philiptschenko, J. (1907), Anatomische Studien über Collembolen. Z. wiss. Zool. **85**.

— (1907/08), Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Über die exkretrischen und phagozytären Organe von *Ctenolepisma longicaudata.* II. Über Kopfdrüsen der Thysanuren. Z. wiss. Zool. **88**, 91.

Piepho, H. (1948), Determinationsvorgänge in der Entwicklung der Schmetterlingshaut. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math.-physik. Kl., Biol.-chem. Abt. **30—32**.

Pohl, L. (1958), Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. und der Myrmecophilen *Atelura formicaria* Heyden. Biol. Zbl. **77**.

Pohley, H. J. (1953), Untersuchungen über differentielle Zellteilungen und somatische Mutationen am Schuppenflügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella.* Biol. Zbl. **72**.

Przibram, H. (1907), *Lepisma saccharina* L. Regenerationsversuche allgemeiner Bedeutung bei Thysanuren. Arch. Entw. mech. **23**.

Rengel, C. (1898), Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels von *Hydrophilus, Hydrous, Hydrobius.* Z. wiss. Zool. **63**.

Ries, E. (1937), Entwicklungs- und Differenzierungsperioden im Leben der Zelle. Naturwiss. **25**.

— (1938), Wann erlischt die mitotische Vermehrungsfähigkeit der Gewebe? Z. mikrosk.-anat. Forsch. **43**.

— und M. Gersch (1953), Biologie der Zelle. Leipzig.

Risler, H. (1950), Kernvolumenänderungen in der Larvenentwicklung von *Ptychopoda seriata.* Biol. Zbl. **69**.

— (1954), Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) und die Wiederherstellung der Diploidie bei den Drohnen. Z. Zellforsch. **41**.

— (1959), Polyploidie und somatische Reduktion in der Larvenepidermis von *Aedes aegypti* L. Chromosoma im Druck.

Robertson, Ch. W. (1936), The metamorphosis of *Drosophila melanogaster,* including an accurately timed account of the principal morphological changes. J. Morphol. 59—**60**.

Romeis, B. (1948), Mikroskopische Technik. 15. Aufl.

Rönsch, G. (1958), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Zelldifferenzierung am Flügel der Trichoptere *Limnophilus flavicormis.* Z. Morph. u. Ökol. Tiere **43**.

Sahrhage, D. (1953), Ökologische Untersuchungen an *Thermobia domestica* Pack. und *Lepisma saccharina* L. Z. wiss. Zool. **157**.

Saure, Lauri und M. Brummer-Korvenkontio (1958), Über die Meiose und die Chromosomenzahlen einiger Collembolen. IV. Biologica **39**.

Schrader, F. (1954), Mitoses. The movements of chromosomes in cell — divisions. New York.

Schwenk, H. (1947), Untersuchungen über die Entwicklung der Borsten bei *Drosophila*. Nachr. Ges. wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Biol.-chem. Abt.

Seiler, J. (1943), Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **18**.

Shafer, G. D. (1923), The growth of dragon-fly nymphs at the moult and between moults. Stanford Univ. Publ. Biol. Sci. **3**.

Staiger, H. und H. Gloor (1953), Mitosehemmung und Polyploidie durch einen Letalfaktor (bei *Drosophila* m.) Chromosoma **5**.

Stossberg, M. (1937), Über die Entwicklung der Schmetterlingsschuppen. *Ephestia kühniella*. Biol. Zbl. **57**.

Sturm, H. (1955), Die Paarung von *Lepisma saccharina*. Zool. Anz., **19**. Suppl. Bd.

Süffert, E. (1937), Die Geschichte der Bildungszellen im Puppenflügel bei einem Tagschmetterling. *Vanessa urticae*. Biol. Zbl. **57**.

Sulc, K. (1927), Das Tracheensystem von *Lepisma* (Thysanura) und Phylogenie der Pterygonea. Acta Soc. Sci. nat. Moravicae. **4**, 7.

Sweetmann, H. L. (1938), Biology of *Thermobia domestica*. Ecol. Monogr. VIII.

Trager, W. (1955). The relation of cell size to growth in insect larvae. J. Exp. Zool. **71**.

Tuzet, O. et J. F. Manier (1956), Contribution à l'étude de la spermatogénèse des Apterygotes entotrophes: *Orchesella villosa* L., *Entromobria* du groupe *nivalis* L., *Entomobrya* du groupe *nigrocincta* Denis, *Sminthurus viridis* L. Collemboles et Campodea Mons. (Diplura). Ann. Sci nat. Zool. sér. **11**, 18.

Uzel, H. (1897), Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. **20**.

Vandel, A. (1946), Le rôle de la polyploide dans le règne animale. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **21**.

Verhoeff, K. W. (1910), Über Felsenspringer, Machiloidea. Zool. Anz. **36**.

Weber, H. (1933), Lehrbuch der Entomologie. Jena.

— (1954), Grundriss der Insektenkunde. Stuttgart, 13. Aufl.

Wermel, E. M. und W. W. Portugalow (1935), Über den Nachweis des rhythmischen Zellenwachstums. Z. Zellforsch. **22**.

White M. J. D. (1935) Eine neue Form der Tetraploidie nach Röntgenbestrahlung. Naturwiss.**23**

Woodland J. F. (1957), A contribution to our knowledge of Lepismatid development. J. Morphol. **101**.

Anschrift der Verfasserin: Frau Eva Schmidt, Weingarten/Württemberg, Gartenstraße 14.

Verantwortlich für die Redaktion: Prof. Dr. M. Hartmann, Tübingen, für die Abt. 1 (Allgemeine Zoologie und Physiologie), Prof. Dr. Alfred Kaestner, München, für die Abt. 2 (Anatomie und Ontogenie). Prof. Dr. E. Stresemann, Berlin, für die Abt. 3 (Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere); für den Anzeigenteil: DEWAG-Werbung, Filiale Leipzig, Leipzig C 1, Friedrich-Ebert-Straße 110, Ruf 7851. Z. Z. gilt Anzeigenpreisliste Nr. 1.

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser", Jena (V/10/1).

Printed in Germany. Lizenznummer ZLN 5097.

Lebenslauf

Am 9. Juni 1933 wurde ich, Eva-Maria Feucht, als Tochter des Otto Feucht, Kaufmann, und seiner Ehefrau Helene geb. Manz in Öhringen/Hohenlohe geboren. Da meine Mutter am 13. Juni 1933 starb, wurde ich bei meinen Tanten in Weingarten (Württemberg) aufgezogen. 1938 kam ich nach Gerlingen/Stuttgart zu meinem Vater, der wieder geheiratet hatte. Dort besuchte ich von April 1939 bis Juli 1943 die Grundschule. Am 1. September 1943 trat ich in die Oberschule für Mädchen in Stuttgart-Feuerbach ein. Da diese bald darauf evakuiert wurde, besuchte ich bis April 1944 die Oberschule für Jungen in Leonberg. Infolge der Kriegsereignisse zog ich wieder nach Weingarten und trat im April 1944 in die Oberschule für Mädchen in Ravensburg ein, an der ich am 2. April 1952 die Reifeprüfung ablegte.

Seit dem Sommersemester 1952 studiere ich an der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen Biologie, Geographie und Chemie. Im Frühjahr 1957 legte ich in diesen Fächern das Staatsexamen ab. Meine akademischen Lehrer waren: Prof. Dr. E. Bünning, Prof. Dr. K. G. Grell, Prof. Dr. F. Huttenlocher, Prof. Dr. G. Krause, Prof. Dr. F. P. Möhres, Prof. Dr. H. M. Peters, Dozent Dr. H. Risler, Prof. Dr. W. Rüdorff, Prof. Dr. H. A. Stolte, Prof. Dr. H. Weber, Prof. Dr. H. v. Wissmann, Prof. Dr. G. Wittig, Prof. Dr. W. Zimmermann.

Seit Frühjahr 1956 arbeite ich unter Leitung von Herrn Dozent Dr. H. Risler an *Lepisma saccharina* L.

Am 19. Dezember 1958 verheiratete ich mich mit dem Bildhauer Eberhard Martin Schmidt in Weingarten und lebe seither dort.